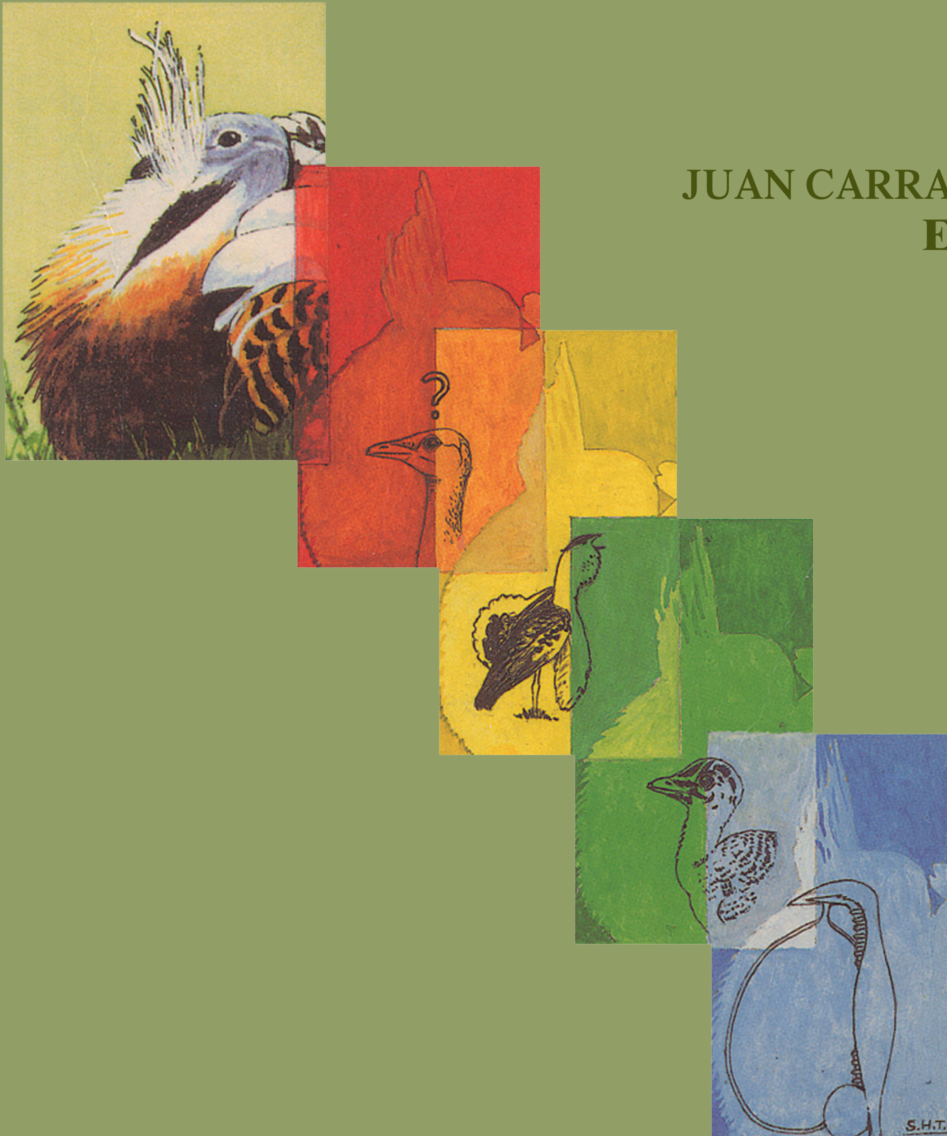
ETOLOGÍA

Introducción a la Ciencia del Comportamiento



JUAN CARRANZA
Editor

Acceso
Abierto

Universidad de Extremadura

JUAN CARRANZA
Editor

ETOLOGÍA

Introducción a la Ciencia
del
Comportamiento

JUAN CARRANZA
Editor

ETOLOGÍA

Introducción a la Ciencia del Comportamiento

UNIVERSIDAD DE EXTREMADURA
UEX
CÁCERES
1994

1ª edición 1994
1ª reimp. 1997
2ª reimp. 2000
3ª reimp. 2010



Edita:
Universidad de Extremadura. Servicio de Publicaciones
Plaza de Caldereros, 2. 10071 Cáceres (España)
Tel. (927) 257 041; Fax (927) 257 046
E-mail: publicac@unex.es
http://www.unex.es/publicaciones

I.S.B.N.: 84-7723-284-9
Depósito Legal: M-16.829-1997

Impreso en España - *Printed in Spain*

Impresión: Dosgraphic, s. l.

Índice

Págs.

Parte III

LAS CAUSAS ÚLTIMAS DEL COMPORTAMIENTO: ADAPTACIÓN Y EVOLUCIÓN

Págs.

Lista de autores

Fernando Álvarez González, *Estación Biológica de Doñana, CSIC, Avda. de María Luisa, s/n, Pabellón del Perú, 41013 Sevilla (España).*

Luis M. Arias de Reyna, *Dpto. de Biología Animal (Etología), Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba, Avda. San Alberto Magno, 14004 Córdoba (España).*

Carlos Bernstein, *U.R.A. C.N.R.S. n.º 243, Biométrie, Génétique et Biologie des Populations, Université Bernard - Lyon 1, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne, Cedex (Francia).*

Juan Carranza Almansa, *Cátedra de Biología y Etología, Facultad de Veterinaria, Universidad de Extremadura, 10071 Cáceres (España).*

Marcelo Cassini, *Dpto. de Ciencias Básicas, Universidad Nacional de Luján, 6700 Luján, Pcia. de Buenos Aires (Argentina).*

Fernando Colmenares Gil, *Dpto. Psicobiología, Facultad de Psicología, Universidad Complutense de Madrid, Campus de Somosaguas, 28023 Madrid (España).*

Montserrat Gomendio, *Dpto. Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid (España).*

Juan Carlos Gómez Crespo, *Dpto. de Psicología Básica, Facultad de Psicología, Universidad Autónoma de Madrid, 28049 Madrid (España).*

Gabriela Hermitte, *Dpto. de Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires (Argentina).*

Sebastián J. Hidalgo de Trucios, *Cátedra de Biología y Etología, Facultad de Veterinaria, Universidad de Extremadura, 10071 Cáceres (España).*

Alejandro Kacelnik, *Department of Zoology, Edward Grey Institute of Field Ornithology, South Parks Road, Oxford OX1 3 PS (Reino Unido).*

Concha Mateos Montero, *Cátedra de Biología y Etología, Facultad de Veterinaria, Universidad de Extremadura, 10071 Cáceres (España).*

Tomás Redondo Nevado, *Estación Biológica de Doñana, CSIC, Avda. de María Luisa, s/n, Pabellón del Perú, 41013 Sevilla (España).*

Miguel A. Rodríguez-Gironés, *Department of Zoology, Edward Grey Institute of Field Ornithology, South Parks Road, Oxford OX1 3 PS (Reino Unido).*

Juan Carlos Senar, *Museu de Zoología, Parc de la Ciutadella, Apart. Correos 593, 08003 Barcelona (España).*

Agradecimientos

Capítulos 3, 4, 5 y 6.—Durante la preparación de estos capítulos, el trabajo de investigación de los autores fue financiado por subvenciones de la Dirección General de Investigación Científica y Técnica del Ministerio de Educación y Ciencia (PB89-0146 y PB92-0194). Asimismo, el trabajo de Fernando Colmenares también recibió una subvención de la Universidad Complutense de Madrid (PR180/91-3379).

Capítulo 8.—Este capítulo debe su existencia no sólo a la invitación de Juan Carranza a escribirlo, sino a su (casi) infinita tolerancia frente a nuestras repetidas transgresiones en cumplir las fechas impuestas como límite; nuestro sincero agradecimiento también a Rodrigo Vázquez y a María García Guerrero por sus acertados comentarios sobre versiones previas.

Capítulo 9.—M. A. Rodríguez-Gironés Lausín, L. M. Bautista, R. Vázquez, P. J. Rodríguez-Gironés, B. Arroyo y Pedro Fernández Toledo contribuyeron con sus comentarios a mejorar el capítulo 9.

Capítulo 10.—A todo el personal del Museo de Zoología de Barcelona, por su apoyo y ayuda. Y muy especialmente a Montse Camerino como excelente compañera de trabajo con la que he compartido preguntas, fatigas e ilusiones.

Capítulo 11.—Este capítulo fue escrito prácticamente completo durante una estancia en el Centro de Ecología de Xalapa AC (México), gracias al convenio CONACyT-CSIC y a M. Delibes y G. Halfter. A todos sus miembros, pero en especial a Alfonso, Benigno, Fernando y Sonia, les agradezco haberme permitido disfrutar del Trópico, donde creo que entendí bastantes cosas. Por muchas discusiones y sugerencias útiles, estoy en deuda con F. Álvarez, M. Brooke, T. Clutton-Brock, R. Fraga, M. Gomendio, C. Herrera, N. Davies, A. Lotem y D. Noble. J. López Rojas y F. Campos dibujaron las figuras y N. Davies y M. Brooke tuvieron la amabilidad de ceder la fotografía de los huevos de cuco. El Ministerio de Educación y Ciencia (Programa de Perfeccionamiento de Doctores y

Tecnólogos en España, proyecto de investigación DGICYT PB87-0316), CSIC y Junta de Andalucía (grupo de investigación 4003) proporcionaron el apoyo económico.

Capítulo 12.—Buena parte de las ideas aquí expuestas fueron inspiradas por diversas personas. Agradezco a F. Álvarez, F. Castro, N. Davies, C. FitzGibbon, C. Godfray, T. Guilford, A. Kacelnik, A. Lotem, J. Maynard Smith, G. Parker y J. Stamps el tiempo dedicado a disipar mi confusión. Parte de los datos (e ideas), son compartidos con F. Castro y J. Zúñiga. J. López Rojas y F. Campos dibujaron las figuras. Mientras escribía este capítulo, recibí subvención económica por parte del Ministerio de Educación y Ciencia (Programa de Perfeccionamiento de Doctores y Tecnólogos en España, proyecto de investigación DGICYT PB87-0316 y CSIC), la Junta de Andalucía (grupo de investigación 4003) y el British Council (Programa Fleming).

Capítulo 18.—Los autores desean agradecer a la doctora Bibiana L. Vilá y al doctor Juan Carranza por los comentarios realizados sobre el manuscrito.

El Editor.—Este libro nace recogiendo el interés por la Etología de los estudiantes universitarios españoles. Ellos son los primeros responsables de su existencia, y en particular en las Primeras Jornadas de Etología en Extremadura (noviembre, 1990) de donde partió la idea. Quiero expresar mi más sincera consideración a todos los autores que han participado, al aceptar realizar el esfuerzo y asumir el reto que supone hacer un libro de este tipo (incluida su paciencia para considerar las sugerencias del editor). Muchos de ellos, además, han contribuido notablemente en aspectos que afectan a la concepción general del libro, sobrepasando los límites de los capítulos de que son autores. Por último, deseo reconocer también el esfuerzo del Servicio de Publicaciones de la Universidad de Extremadura al financiar la publicación, y de todas aquellas personas que directa o indirectamente han tenido algo que ver en la larga etapa de su preparación.

Prólogo

ALEJANDRO KACELNIK

La etología es una disciplina vibrante y en crecimiento. Creo no equivocarme al intuir que esto es especialmente notable en el mundo hispano parlanta, y que Juan Carranza, nuestro inspirado y tenaz editor, ha de haber pensado en producir un libro de introducción a la etología a partir de su experiencia directa del enorme interés reinante. Me place que lo haya hecho. En poco tiempo, tuve la suerte de participar en una variedad de eventos etológicos en España incluyendo el XXIII Congreso Internacional de Etología, el IV Congreso Español y I Iberoamericano de Etología, seminarios etológicos especializados organizados por la Fundación Juan March y por la Fundación Científica Europea y un curso de postgrado con cientos de estudiantes de todo el país. Los rasgos comunes en todos estos eventos fueron claros: una inmensa participación de estudiantes y de investigadores jóvenes, una multitud de proyectos iniciados recientemente, objetivos y preocupaciones compartidos con las más establecidas escuelas etológicas del extranjero, estrecha integración e intercambio con el resto de toda Europa y entre la Península Ibérica y Latinoamérica, y por sobre todo una magnífica camadería entre los contribuyentes de varias universidades. Todo parece indicar que se dispone de la materia prima esencial (los recursos humanos) para un desarrollo energético y armonioso, beneficiándose de experiencias y teorías universales pero al mismo tiempo promoviendo el interés por especies poco estudiadas y modos de pensar nuevos.

Si este libro logra (como creo que hará) capitalizar este entusiasmo reciente y vigoroso y transmitir la fascinación por la mirada etológica a una audiencia aún más amplia, su función habrá sido lograda.

¿Qué es esto de la mirada etológica? Es simplemente el ver el comportamiento como una expresión más de lo viviente, y por lo tanto sujeto a las leyes que controlan el resto de la biología. Los biólogos ven la vida como

---

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 15-16. 1994.

un fenómeno con continuidad histórica, con un origen probablemente único (sobre el que abundan teorías e incertidumbres) y una larga historia de cambios. En el curso de esta historia se diversifican y modifican las especies, predominantemente por un proceso de inigualable simplicidad: la selección natural Darwiniana. Hoy percibimos y aceptamos que desde el punto de vista biológico (que no es el único posible), las explicaciones de los fenómenos de la conducta deben dar cuenta o estar al menos en armonía con esa visión de la historia de la vida, que constituye el núcleo teórico de la biología contemporánea. Pese a una diversidad de intereses y perspectivas, este núcleo teórico es compartido entre quienes contribuyen a este libro, y da coherencia a la ciencia etológica que intentamos introducir en este volumen. La etología se distingue de otros estudios del comportamiento y de las diversas corrientes de la psicología con interés en lo mental por su constante intento de entender el comportamiento en su contexto natural, y por integrar diversos niveles de explicación.

Este libro está organizado alrededor de este enfoque. Luego de una sección introductoria donde se presentan las bases metodológicas e históricas de la disciplina, siguen dos secciones en las que una diversidad de temas de etología básica son desarrollados con referencia al esquema metodológico introducido en el primer capítulo: la constante interdigitación de las explicaciones históricas (filogenia y ontogenia) con las funcionales (valor adaptativo de la conducta) y mecanísticas (causas inmediatas del comportamiento). Finalmente, el libro concluye con dos áreas de aplicación que están adquiriendo creciente importancia: la importancia de los estudios comportamentales en la producción animal y el desarrollo de bases científicas para fundamentar los juicios referidos al problema ético derivado de la experiencia afectiva en especies diferentes de la nuestra.

Editar un libro es una tarea difícil e ingrata. Es bien sabido que el crédito por los aciertos en cada capítulo suele ser atribuido al autor mientras que las deficiencias –si existen– suelen ser puestas en la cuenta del editor. En tanto contribuyente a este volumen quisiera lograr, al menos en parte, revertir ese hábito. La existencia del libro en sí, y buena parte de los aciertos en el mismo, se deben en una enorme medida a la capacidad organizativa y el inspirado entusiasmo que Juan Carranza nos consiguió transmitir, y los errores o deficiencias que quizás detecten nuestros lectores obedecen a las limitaciones de los autores.

Parte I

INTRODUCCIÓN

Capítulo 1

El ámbito de estudio de la Etología

JUAN CARRANZA

El objetivo de este libro es proporcionar una introducción a la Etología. La Etología es una ciencia joven, y como tal se encuentra aún en período de formación; sus tejidos se están estructurando, sus estructuras están sufriendo especializaciones, y el conjunto está experimentando un rápido crecimiento. Etimológicamente la palabra Etología procede de las raíces griegas *ethos* (costumbre) y *logos* (tratado). El nacimiento de esta ciencia respondía al interés por profundizar en el conocimiento de las costumbres animales; por comprender la variedad de comportamientos que en diferentes situaciones exhiben los individuos de diferentes especies, y a los que en épocas pasadas únicamente se habían dedicado meras descripciones. Una posible definición de Etología podría ser: el estudio científico del comportamiento de los seres vivos.

Esta definición incluye dos términos que reclaman nuestra atención. Uno de ellos, al cual quiero referirme en primer lugar, es «comportamiento». ¿Qué es el comportamiento? Nuestra percepción más evidente del comportamiento es el movimiento en los animales. De ahí, que las primeras preguntas que se nos antojan como claros objetivos de la Etología son del tipo «¿Qué hace un animal? ¿Por qué lo hace?», etc. De hecho, clásicamente el comportamiento se había definido como el resultado del movimiento muscular. No obstante, las preguntas relativas a lo que los animales hacen constituyen buenos puntos de partida pero pronto requieren de toda una familia de preguntas que dan cuerpo a nuestro entendimiento sobre el problema inicialmente planteado a la vez que configuran el ámbito de la Etología. Por ejemplo, imaginemos un animal que huye al detectar un predador. En ese comportamiento intuimos unos mecanismos implicados en la detección del estímulo y en la decisión de huir, así como un objetivo: sobrevivir. Podemos hacernos preguntas sobre los mecanismos; por ejemplo de qué modo percibe al predador, qué variaciones en esa se-

---

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 19-24. 1994.

ñal producirían la misma respuesta de huida, o alguna diferente como por ejemplo seguir comiendo o incluso acercarse al estímulo. Podemos preguntarnos cómo llega el animal a adquirir esa relación entre visión del predador y respuesta de huida, la cual es obviamente valiosa desde el punto de vista de la supervivencia. Puede que necesite observar a otros comportándose de esa manera para aprender cómo reaccionar él mismo, o puede que la reacción esté previamente grabada en su programa genético.

Quizás el fin último nos parezca lo más fácil de entender. El objetivo de sobrevivir está tan arraigado en nuestra propia mente que nos parece algo obvio e irrenunciable. No obstante, una vez comprendida la teoría evolutiva sabemos que el fin último de cualquier ser vivo no es sobrevivir sino hacer que el mayor número posible de copias de sus genes permanezcan a lo largo de las generaciones. La conexión entre esto y sobrevivir sigue pareciendo obvia, pero una mirada algo más detenida nos mostraría que hay animales que no parecen hacer lo mejor para sobrevivir. Por ejemplo, algunos pierden un tiempo precioso antes de huir para alertar a otros de la presencia del predador, y los hay que interponen su propio cuerpo entre sus congéneres y el predador, al cual incluso se atreven a atacar. Y lo interesante es que un estudio detallado nos revelaría que aunque sin duda arriesgan su vida están haciendo lo mejor para que sus genes sobrevivan.

El comportamiento está basado en decisiones. Decisiones que no tienen por qué implicar ningún tipo de proceso consciente. Que el proceso sea consciente o no es irrelevante en este punto. Al hablar de decisiones nos referimos igualmente a opciones tales como: seguir comiendo o iniciar una huida; elegir a un individuo u otro como pareja reproductiva; seguir creciendo o empezar a reproducirse; desarrollar o no un adorno de plumas en la cabeza; tener una cría macho o hembra, etc. Todas estas cuestiones entrañan igualmente unos mecanismos (proceso fisiológico implicado en la decisión), y un objetivo adaptativo en virtud del cual la selección natural ha diseñado el modo en que el ser vivo resuelve el dilema. El comportamiento es pues el modo en que los seres vivos resuelven los problemas a los que deben enfrentarse a lo largo de sus vidas. Los actos observables más simples (llamados clásicamente pautas) forman parte de tácticas o estrategias, que configuran las soluciones que un ser vivo adopta ante un problema. Las estrategias utilizadas por los seres vivos, objeto de estudio de la Etología moderna, incluyen diversidad de procesos, tanto aquellos movimientos musculares más clásicamente identificados como comportamiento, como otros muchos procesos cuyos mecanismos –al igual que en el caso de los primeros– se incluyen en el campo de estudio de las diversas ramas de la Fisiología.

¿Cuál es entonces la particularidad del enfoque etológico? Niko Tinbergen, uno de los padres de la Etología y premio nobel en 1972, junto con Konrad Lorenz y Karl von Frish, explicaba que la Etología se carac-

teriza por tratar de responder a cuatro cuestiones fundamentales sobre el comportamiento: su causalidad inmediata o mecanismo (causas), su desarrollo ontogénico (ontogenia), su historia filogenética (evolución) y por último su significado adaptativo (función). Si nos preguntamos, por ejemplo, por qué un macho de avutarda realiza la impresionante exhibición de cortejo popularmente conocida como la rueda, podemos dar una respuesta desde el punto de vista del mecanismo, explicando cómo la anatomía de su cuello se caracteriza por poseer un enorme saco inflable que comunica con la cavidad bucal y puede llenarse de aire dando a su gola el aspecto de globo, mientras la acción de los músculos y las extraordinarias articulaciones de las alas permiten los movimientos de contorsión que hacen aparecer el plumaje blanco. Otros procesos internos como los niveles de testosterona están implicados en que ocurra el proceso, pero no sólo ellos condicionan su aparición, es necesario que el animal haya percibido el aumento en el fotoperíodo en esa estación del año, así como, quizás, la presencia de una hembra u otra causa externa social que le haga decidirse a realizarlo en ese preciso momento, y con una determinada intensidad y duración. También podemos responder desde el punto de vista de la ontogenia diciendo que conforme el animal ha ido haciéndose adulto las estructuras anatómicas y las habilidades para utilizarlas han ido cambiando. Quizás ha necesitado ejercicios para adquirir práctica, quizás han estado involucrados procesos de aprendizaje basados en la relación con otros individuos de su especie. Si nos fijamos en sus antepasados en la historia evolutiva, podemos responder que las avutardas son otídidas, y que entre las especies de esta familia son frecuentes los comportamientos de este tipo. En particular podríamos investigar cómo las especies de las que procede la avutarda realizaban comportamientos de cortejo similares que se fueron modificando hasta llegar al actual, y estaríamos dando una respuesta basada en la filogenia. Pero también podríamos fijarnos, por último, en el sentido adaptativo de ese comportamiento. En concreto, por qué la selección natural ha favorecido esa estrategia particular de comportamiento y no otra. Para ello nos valdríamos de la moneda de la selección natural, es decir el incremento en las copias de genes o alguna otra variable medible correlacionada con ella, y analizaríamos los costos y beneficios en esa moneda asociados al comportamiento de cortejo. Observaríamos, por ejemplo, cómo el número de hembras atraídas por un macho es proporcional al tiempo que éste se mantiene en cortejo, lo cual a su vez depende de su rango de dominancia, ya que las ruedas de los machos subordinados son frecuentemente interrumpidas por los dominantes. Podríamos descubrir que las hembras aprecian el aparearse con machos que realizan este comportamiento ya que ello está asociado a cualidades como salud, tamaño, rango de dominancia y edad –es decir habilidad para la supervivencia– siendo todas ellas deseables en la medida en que puedan ser heredadas por los hijos macho de esa hembra. Esta preferencia femenina dirige la selección natural hacia el favorecimiento de

aquellos genes que confieren a los individuos machos tanto las cualidades deseadas por las hembras como la tendencia y habilidad para realizar, en el momento adecuado, el comportamiento que las convencerá.

Las respuestas bajo estos cuatro enfoques son todas ellas diferentes pero igualmente ciertas; ninguna es única y todas son necesarias para una comprensión global del comportamiento.

La visión del comportamiento como estrategias por las que opta el organismo vivo enfrentado a problemas que pueden repercutir en su eficacia biológica, permite ampliar el concepto a todos los seres vivos, traspasando la clásica y poco justificada restricción de la Etología a las fronteras del reino animal. De ahí la intención en el segundo de los términos que merecía especial atención en nuestra definición de Etología: «seres vivos». Es cierto que aún la producción científica mundial en el campo de la Etología se refiere en su inmensa mayoría al comportamiento animal, pero también es cierto que son ya apreciables los trabajos que nos enseñan cómo problemas tales como cuándo reproducirse, el compromiso entre número y tamaño de los descendientes, la comunicación, el mimetismo, el engaño, las carreras de armamentos, la elección de pareja, y un largo etcétera, son resueltos por las plantas por medio de estrategias que no difieren en lo sustancial de las descritas para sus parientes animales.

Enseñar unas plumas de colores para atraer a la pareja no es realmente muy diferente a mostrar una estructura coloreada para atraer al otro gameto que es transportado por un insecto. Extender la mano para coger un fruto y comérselo es comparable a dirigir una hoja hacia la posición de máxima recepción de radiación solar para con ella fabricar comida. El material genético de los descendientes es rodeado de materia por sus padres, de tal modo que pueda superar los obstáculos que previsiblemente va a encontrar hasta su reproducción. Así es frecuente en animales que esa materia permita el movimiento para ocultarse, defenderse o escapar de los predadores, mientras que en plantas es común que la materia esté en forma de comida o estructuras que aprovechan el movimiento de los animales. Diseños como los ganchos para adherirse al pelo, la pulpa de los frutos y las cubiertas de protección de las semillas, favorecen el transporte animal y permiten o impiden selectivamente que ciertas partes sean comidas.

Para el lector que comienza a descubrir aquí la Etología, sus límites pueden parecer laxos y poco definidos. Nuestra más profunda intención es realmente dar la impresión de ausencia de límites concretos. No se debe permitir que una definición restrinja el crecimiento del sujeto que se define. Como indica Hinde (1982), nuestra actitud hacia la Etología debe ser aquella que promueva sus conexiones con otras ciencias, aunque eso dificulte la tarea de definirla. Es esperable que con el tiempo la naturaleza de la Etología vaya cambiando –como también la de otras ciencias– así como sus conexiones externas y subdivisiones internas.

No obstante, es conveniente sin duda contar con una etiqueta que permita distinguir adecuadamente los cursos, libros de texto, etc., que nosotros llamaríamos etológicos de aquellos otros que no llamaríamos así. Para ello diríamos que la Etología es la ciencia que reúne a todos los intentos que, desde un punto de vista científico, tratan de responder a alguna de las preguntas de Tinbergen sobre el comportamiento. Por ello es comprensible que la Etología pueda subdividirse en distintas ramas que responden a las cuestiones de comportamiento desde uno u otro de los cuatro enfoques. Así, el estudio de los mecanismos se ha desarrollado con cierta independencia del enfoque adaptativo. Este último es sin duda el que ha experimentado un desarrollo más espectacular, dando cuerpo a la denominada ecología del comportamiento, que podríamos llamar también etología adaptativa, ya que es precisamente el enfoque adaptativo el que hace que el estudio del comportamiento requiera de la perspectiva ecológica para encontrar las razones que hacen que una u otra estrategia sea favorecida por la selección natural. Existe un interés creciente por no perder de vista los distintos enfoques que pueden inter-beneficiarse, como mecanismos y función adaptativa. La filogenia y ontogenia, por su parte, suelen introducir también cuestiones sobre los mecanismos y el valor adaptativo.

La estructura de este libro pretende responder a esta naturaleza de la Etología. Así, sin perder de vista la conexión entre los distintos enfoques en el estudio del comportamiento, nos ocupamos de cada uno de ellos en distintos capítulos. Nuestro recorrido comienza en el capítulo 2 con una rápida visión histórica del desarrollo de esta ciencia. La parte siguiente trata sobre las causas inmediatas del comportamiento: los mecanismos, analizando las influencias internas y externas en el comportamiento animal (capítulos 3 y 4) y la ontogenia (capítulos 5 y 6). La parte III se ocupa de las causas últimas del comportamiento o etología evolutiva: una breve introducción a la filogenia (capítulo 7) completa tres de las cuatro preguntas de Tinbergen, dando paso a la función adaptativa. Comenzamos con una introducción a la optimización (capítulo 8), el comportamiento como diseño óptimo de la selección natural. Una estrategia óptima puede no ser evolutivamente estable si su éxito depende de las estrategias elegidas por los demás miembros de la población: la teoría de juegos aplicada al juego de la eficacia biológica (capítulo 9). Las bases de la vida en grupos sociales se presenta en el capítulo 10. Estrategias que significan adaptaciones y que producen contraadaptaciones: la dinámica de la coevolución y las carreras de armamentos (capítulo 11), da paso a las sutilezas de los sistemas comunicativos: proporcionar información o engañar (capítulo 12). En un contexto de maximización de la propia eficacia biológica, la selección natural, paradójicamente, favorece la evolución de comportamientos altruistas y cooperativos (capítulo 13). Los genes diseñados para producir el máximo número de copias aceptan producir hijos en los que sólo se

incluyen la mitad de ellos, procediendo la otra mitad de otro individuo: el enigma de la reproducción sexual (capítulo 14). Machos cuyo éxito reproductivo está limitado por el número de apareamientos y hembras cuyo éxito lo está por la cantidad de esfuerzo parental que puedan conseguir para sus crías, entran en conflicto de intereses. Este conflicto subyace en los sistemas de apareamiento, dando forma a las fuerzas selectivas que en este contexto tienen lugar, es decir la llamada selección sexual (capítulo 15), así como en las estrategias de cuidado parental (capítulo 16). Maximizar la producción de descendientes a lo largo de la vida entraña decisiones relativas a cuándo reproducirse, qué parte del presupuesto de inversión parental ha de gastarse en cada momento, de qué sexo se han de producir las crías y cuánto se ha de invertir en cada una de ellas (capítulo 17).

La parte final del libro (parte IV) aporta un par de pinceladas a las crecientes aplicaciones de la Etología, ocupándose de sus utilidades en el campo de la cría de animales (capítulo 18), para terminar con los avances en la ciencia, cada vez más influyente, del bienestar animal (capítulo 19).

Capítulo 2

Una historia de la Etología

FERNANDO ÁLVAREZ

2.1. Etapa precientífica

El enfoque naturalístico a la comprensión del comportamiento animal debe tener una larga historia o, mejor dicho, prehistoria, para el hombre paleolítico y cazador, al menos en su faceta utilitaria. La conducta de animales más o menos monstruosos o divinos fue también parte de varias mitologías de la antigüedad, en las que los sujetos en cuestión desarrollaron tan diferentes conductas como amamantar a futuros reyes, predar sobre diversos héroes e incluso aparearse con diosas, humanas y ninfas.

No obstante, la propia comprensión de la conducta animal tardó mucho el hombre en planteársela seriamente. Para la mayoría de los filósofos grecolatinos el hombre era un ente aislado y, muy alejados de ese papel estelar, los animales eran meros comparsas cuya conducta no merecía gran atención.

Así, ni Heráclito ni los filósofos estoicos precisaban observar a los animales para exponer sus ideas sobre la conducta. Su sistema filosófico clasificaba a los seres animados como poseedores o no de alma y en ello radicaba toda la diferencia. Al no disponer de ese alma, los animales actuaban irracionalmente, en palabras de Séneca, «sin reflexión».

Aristóteles reconocía en los animales las capacidades de percepción, emociones, memoria, aprendizaje e inteligencia y no era partidario de aquella clasificación dicotómica, ya que sus observaciones le habían convencido de la existencia de diferencias tan sólo graduales entre los seres vivos. En su *Historia Animalium* (*Historiai peri ta zoa*), el hombre se sitúa al más alto nivel de la *Scala Naturae*, aunque su superior capacidad intelectual no difería cualitativamente de la de otras especies.

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 25-38. 1994.

En la Edad Media europea no era preciso tampoco observar a los animales para comprender su conducta. La doctrina vigente contaba con la solución, aunque para ello hubiera que podar aquí y allá a Aristóteles para conformarlo a la teología escolástica.

Así, San Alberto Magno y Santo Tomás de Aquino eliminaron al hombre de la *Scala Naturae* de Aristóteles, ya que le consideraban único y su comportamiento regido por la razón. Para ellos los animales eran arrastrados a actuar según su ciego instinto natural. El énfasis de los escolásticos en el control instintivo del comportamiento animal venía dictado por necesidades del sistema teológico, en el que la idea de instinto era un concepto útil.

La dicotomía instinto-razón como explicación de la conducta animal y humana persistió por mucho tiempo,y aun en el siglo XVII Descartes y sus seguidores la defendían con ardor. Hay un indicio, sin embargo, en las palabras de su obra tardía *Pasiones del alma,* de que el gran interés de Descartes por mantener esa dicotomía era más moralista que científico: «Después del error del ateísmo, no hay nada que aleje más de la virtud a las mentes débiles que la idea de que las mentes de los animales se asemejen a la nuestra y que, por tanto, no tengamos más derecho a la vida futura que los mosquitos o las hormigas».

El argumento parece evidente: el sistema teológico propone al hombre como único ser capaz de distinguir el bien del mal mediante el uso de su razón. Comportándose de acuerdo con ese criterio podría cada humano salvar o condenar su alma inmortal. Puesto que los animales no dispondrían de alma ni podrían, por tanto, preservarla tras la muerte, la posesión por ellos del don de la razón se haría innecesaria. Los animales se limitarían a obedecer maquinalmente a un instinto donado a cada individuo por un creador, instinto por el que se garantizaría su supervivencia.

Así pues, y aún con las notables excepciones de Hume, Voltaire y Rousseau, en esa época precientífica, que alcanza hasta la publicación de *El origen de las especies* (Darwin, 1859), se hace depender la conducta de dos conceptos mutuamente excluyentes: el instinto y la razón. La última de estas capacidades se consideraba prerrogativa del hombre, mientras que a los animales se les consideraba arrastrados a actuar según un instinto ciego.

2.2. Primeros modelos etológicos

Darwin (1871, 1872) da los primeros pasos en la salida de ese círculo vicioso al basar sus conclusiones principalmente en los hechos, ya que para él la conducta, la morfología y la fisiología se integran en el bagage de adaptaciones que permiten a los individuos sobrevivir y reproducirse.

Además, al desecharse en la propuesta evolutiva la idea de discontinuidad en la evolución de la mente, no se precisaba ya tomar al hombre como referencia, ya que se suponía también su comportamiento derivado del que mostraran sus antepasados animales.

Especial interés tienen para Darwin los procesos de comunicación, a los que dedica el libro *La expresión de las emociones en el hombre y en los animales.* Asimismo, la conducta reproductiva es parte integrante del proceso por él formulado de la selección sexual, dependiente de la competencia entre machos y de la elección de éstos por las hembras.

No obstante, el amplio campo que abrió Darwin con su teoría de la selección natural no tuvo inmediatas consecuencias en la comprensión de la conducta. Los primeros darwinistas no supieron desembarazarse de la antigua dicotomía instinto-razón e insistieron en buscar conductas instintivas en el hombre y conductas racionales en los animales, impidiéndose así un desarrollo acorde con la idea de continuidad implícita en la teoría evolutiva.

Interesado en el proceso evolutivo, C. O. Whitman (1898), en Norteamérica, encontró apoyo a la teoría de Darwin y dio los primeros pasos en la comprensión biológica de la conducta al demostrar que el comportamiento que él llamó instintivo había de desarrollarse de forma acorde con las estructuras morfológicas, lo que expuso en su meticulosa obra póstuma sobre el comportamiento comparado de diversas especies y razas de insectos y palomas.

Continuador de los estudios de Whitman y discípulo suyo, W. Craig (1918), también en Norteamérica, puso en pie el primer modelo teórico sobre la estructura del comportamiento. Según Craig, una parte de la conducta (el comportamiento apetitivo) sería variable, flexible y de búsqueda, y otra parte (el acto consumatorio) sería finalizadora de secuencias, de estructura fija, innata y se realizaría en respuesta al estímulo hallado.

Si este interesante inicio de los estudios de comportamiento murió sin apenas ningún eco, el comenzado en Europa por O. Heinroth y su discípulo K. Lorenz marcó de hecho el nacimiento de la Etología.

En su tratado sobre la conducta de patos y gansos, publicado en 1910, Heinroth usa por primera vez el término Etología en su significado moderno, demostrando la existencia de cadenas de actos de comportamiento, fijas y características de cada especie.

Además, en su intento por aislar el comportamiento innato del aprendido, Oskar y Magdalena Heinroth realizaron muchísimos experimentos *Kasper Hauser,* en los que se crió a numerosas especies de aves en aislamiento, privadas de toda influencia de los progenitores naturales. Sus resultados, publicados en los cuatro volúmenes de su *Aves de Centroeuropa,*

entre 1924 y 1928, fueron una revelación para muchos zoólogos y constituyen el comienzo de los estudios etológicos.

Llama en este punto la atención el que la Etología no naciera en el seno de una institución científica o universitaria, si no que, en un curioso paralelismo con la elaboración de la teoría evolutiva por Darwin, fuera más bien el resultado de la actividad privada de Oskar Heinroth, director del acuario de Berlín, y, en igual grado, del esfuerzo sobrehumano de su esposa Magdalena Heinroth, criando tan gran cantidad y variedad de aves para su observación.

La entusiasta respuesta a la aparición de *Aves de Centroeuropa* por parte del joven médico Konrad Lorenz, por entonces estudiante de Zoología en Viena, sería el inicio de diez años de intensa relación, en que el continuo intercambio de ideas y de observaciones entre él y Heinroth tendría importantes repercusiones científicas.

De este período e inmediatamente después proceden las teorías sobre el «Mecanismo Desencadenante Innato», la ley de «Suma Heterogénea de Estímulos» y la de «Energía de Acción Específica», así como la profundización del fenómeno de la impronta. En este desarrollo tuvo parte importante la relación de Lorenz con los zoólogos J. von Uexküll, O. Koehler, E. von Hoist, A. Seitz y con el ya anciano W. Craig, cuya obra y la de C. O. Whitman llegó a Lorenz por azar.

El modelo del Mecanismo Desencadenante Innato (Lorenz, 1937, 1950) supone que determinados estímulos-signo externos desencadenan pautas fijas de conducta.

Ejemplos frecuentemente aducidos en apoyo del modelo han sido la evitación del precipicio visual en sujetos no experimentados de pollitos, gatos, corderos y niños (Gibson y Walk, 1960), el picoteo preferente por pollitos a fotografías de esferas iluminadas en su parte superior, es decir, de apariencia tridimensional (Dawkins, 1968),o el ataque por el pez espinoso a modelos con vientre rojo (Tinbergen, 1951), por petirrojos a plumas rojas (Lack, 1943) o por el pechiazul hacia plumas azules (Peiponen, 1960).

Un importante matiz al modelo del Mecanismo Desencadenante Innato es que con frecuencia las señales, aunque simples, deben guardar determinas relaciones espaciales, es decir, deben funcionar como estimulos configuracionales (fig. 2.1).

Por ejemplo, el color rojo desencadenante del ataque en el pez espinoso (*Gasterosteus aculeatus*) deberá situarse en la par te inferior del modelo (Tinbergen, 1948) o la petición de alimento por pollos de mirlo se hará hacia la «cabeza» del estímulo, es decir, hacia la parte que guarda una determinada relación configuracional de tamaño con el «cuerpo» del estímulo (Tinbergen y Kuenen, 1939).

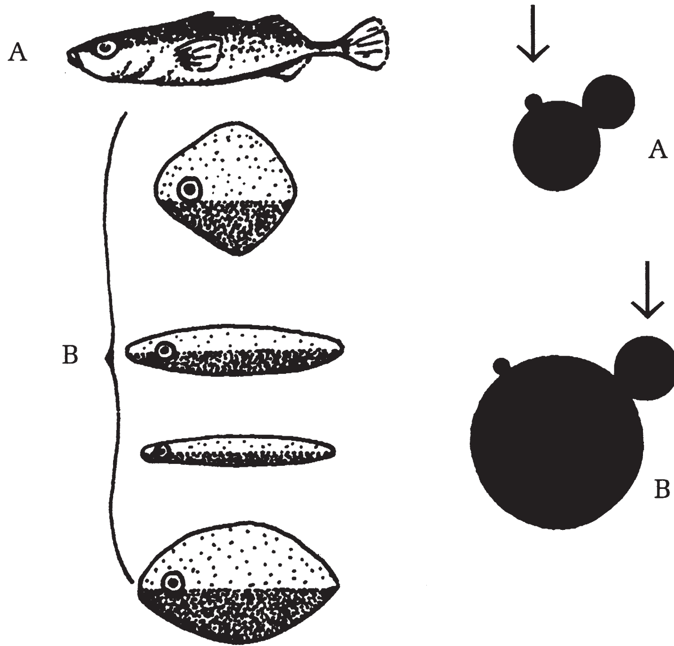


Figura 2.1.–Estímulos configuracionales. Izquierda: Modelos utilizados en el desencadenamiento del ataque en el pez espinoso. *A* (forma de pez y color uniforme) es raramente atacado, mientras que los modelos rudimentarios con parte inferior roja (**B**) son intensamente atacados. Derecha: Modelos utilizados para desencadenar la petición en pollos de mirlo (*A* y *B*) (Tinbergen, 1951).

La especificidad con que un estímulo-signo concreto desencadena una pauta fija de conducta se interpretaba como resultado de mecanismos nerviosos en relación con la respuesta concreta, mecanismos que detectarían la presencia de un estímulo configuracional determinado y activarían la respuesta apropiada. A estos mecanismos se les denominó Mecanismos Desencadenantes Innatos.

El modelo de energía de acción específica supone que las pautas fijas de conducta se asocian en el tiempo en grupos a un más alto nivel, siendo cada uno de esos grupos activado por un factor interno concreto en el sistema nervioso central, factor que representaría la acumulación de energía de acción específica para el grupo de pautas fijas de conducta que dependiera de ese factor.

Las analogías que más influyeron en la difusión de este concepto fueron el Modelo Psicohidráulico de Lorenz (1950) y el Modelo Jerárquico de Tinbergen (1951) (fig. 2.2).

Según el primero de estos modelos, tras la realización de una cierta agrupación de pautas fijas de conducta, y de la descarga de la energía a su

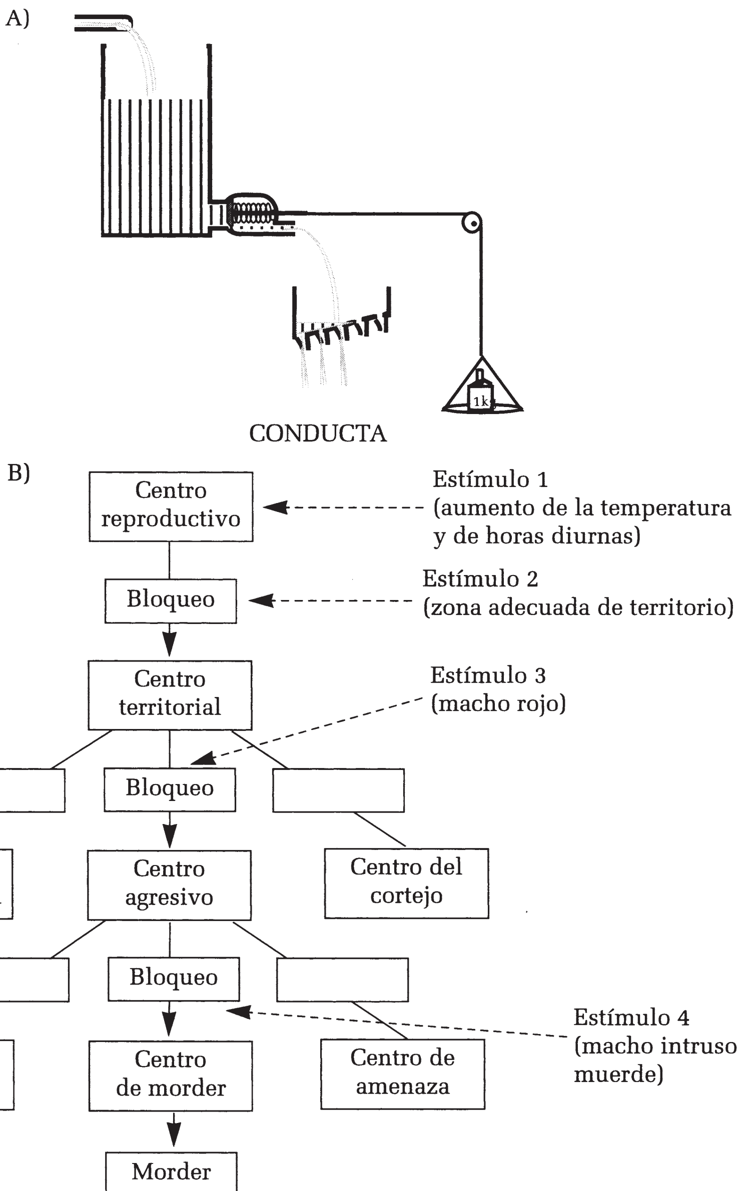


Figura 2.2.–Concepto de Energía de Acción Específica. *A*) Modelo psicohidráulico de Lorenz (1950) y *B*) Modelo Jerárquico de Tinbergen (1951). En *A* se libera la acumulación de «energía de acción específica» (mediante la realización de un acto o grupo determinado de actos) por efecto de la presión de la energía acumulada y del «estímulo-signo» específico de cada acto o grupo de actos. En *B* se representa la estructura jerarquizada del «centro instintivo» reproductivo del pez espinoso. Dicho «centro reproductivo» lo constituirían varios centros de nivel de complejidad inferior (se representa sólo el «centro territorial»), compuestos a su vez por centros de menor nivel, hasta alcanzar el nivel de los actos concretos, por ejemplo, el de morder al rival.

servicio, ésta comenzaría a acumularse de nuevo como las gotas de agua lo hacen en un depósito. Como resultado de la presión del agua acumulada (la energía de acción específica sin liberarse) sobre una válvula de salida, y del peso que actuara abriendo esa válvula (los estímulos-signo específicos que desencadenan la ejecución de aquella agrupación concreta de actos), la válvula finalmente cedería, liberando el agua hacia otro depósito (la agrupación de actos) con orificios a diferentes niveles (las pautas fijas de acción o elementos del grupo de actos).

El Modelo Jerárquico de Tinbergen propone la existencia de centros instintivos organizados según complejidad jerarquizada. Por ejemplo, en el tan estudiado pez espinoso existiría un centro del instinto reproductivo, compuesto a su vez de varios instintos de nivel de complejidad inferior. Cada uno de los centros subordinados, por ejemplo, el centro de la territorialidad, se compondría a su vez de centros instintivos más simples: el centro de la nidificación, el agresivo, el de cortejo, etc.

Según este modelo, existirían bloqueos, impedimentos al flujo descendente de la energía de acción específica entre los centros. Mediante la acción de los estímulos adecuados, se eliminarían los correspondientes bloqueos, activándose el mecanismo desencadenante innato correspondiente al estímulo y, fluyendo la energía, liberaría la realización de los actos.

El concepto de *Umwelt*, desarrollado por von Uexküll (1921), representó también una importante síntesis. Según esta idea, el animal adquiriría un ambiente subjetivo que contendría sólo ciertos «estímulos-clave» ambientales, los de importancia para el desenvolvimiento de sus actividades vitales, y que desencadenarían el mecanismo interno de ejecución del comportamiento.

La ley de Suma Heterogénea de Estímulos (Seitz, 1940) propone que allí donde más de un estímulo-signo desencadenen una respuesta, sus efectos se combinarían en forma aditiva. Así, un macho de pez espinoso con vientre rojo y postura vertical con cabeza hacia abajo desencadenaría más ataques que un pez con vientre igualmente rojo y en postura horizontal.

Fue también Lorenz (1935) quien propuso, profundizando en el fenómeno ya anteriormente descrito, aunque no comprendido, de la impronta, que los animales formaban preferencias sociales y sexuales, duraderas y funcionales en su etapa adulta, a través de la estimulación en períodos críticos de su desarrollo, principalmente durante los estadios infantiles.

Asimismo, en el intento de comprender la estructura temporal del comportamiento, se trataron de identificar los grupos de actos relacionados causalmente por su cercanía en el tiempo. Del análisis del comportamiento de peces, urodelos y gaviotas y mediante la aplicación de técnicas matemáticas, desde el mero cómputo de frecuencias al análisis factorial de

las relaciones de precedencia entre actos, se llegó a concluir la existencia de agrupaciones de actos que comparten causas internas (Wiepkema, 1961; Baerends, 1970; Halliday, 1976) (fig. 2.3).

Finalmente, si hoy nos parece obvio que para comprender el valor adaptativo de la conducta los animales han de ser estudiados en su ambiente natural, fue Tinbergen quien a partir de 1938 (Tinbergen y Kuenen, 1938; Tinbergen, 1951, 1953, 1963a) más influyó en la aceptación de este método.

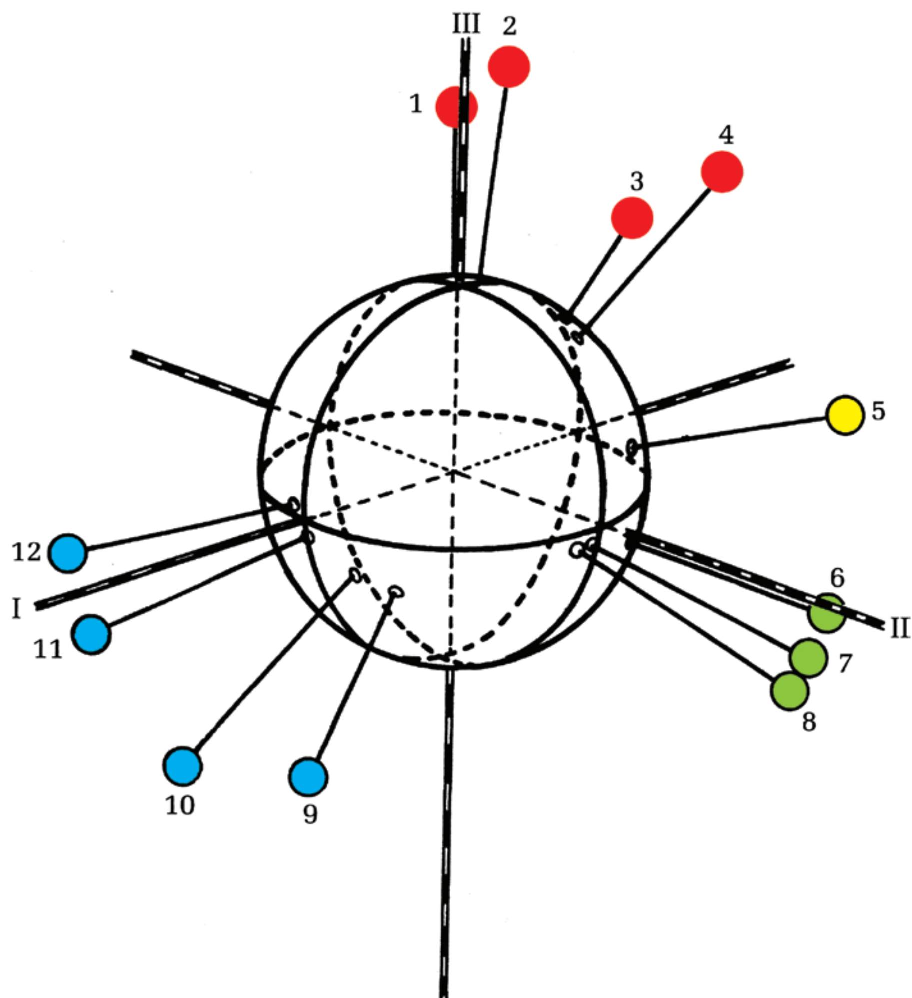


Figura 2.3.–Modelo vectorial del peso de cada acto sobre los tres primeros ejes (*I, II y III*) resultantes del análisis factorial de las relaciones secuenciales entre los actos (1 al 12) del cortejo del pez *Rhodeus amarus* (Wiepkema, 1961).

2.3. Recientes enfoques

Como un tributo a la expansión de la Etología, en los años posteriores a la Segunda Guerra Mundial los fundadores de esta ciencia vieron cómo sus modelos teóricos eran reinterpretados e incluso varios de ellos se derrumbaban.

La teoría del instinto de la Etología clásica ha sido muy criticada, primero por la escuela behaviorista norteamericana de los años veinte. Esta tendencia preconizaba, en palabras de algunos de sus miembros más radicales, «una psicología sin herencia» (Z. Y. Kuo), aunque al admitir el control genético sobre los caracteres morfológicos y negar la existencia de ese control sobre el comportamiento (que se basaba necesariamente en aquéllos) incurrían en una contradicción que contribuyó fuertemente a debilitar esa tendencia (Kuo, 1967).

Una crítica más fundada al concepto de instinto comenzó también en Norteamérica en la década de los cincuenta y se extendió a otros temas en los años sesenta. Uno de los más destacados críticos fue D. S. Lehrman, para quien los supuestos de la Etología sobre el carácter innato de lo que se consideraba comportamiento instintivo no se basaban a menudo en datos revelantes. Para Lehrman, también los modelos etológicos de los mecanismos motivacionales se apoyaban con frecuencia en prejuicios y vagas analogías, más que en investigaciones fisiológicas adecuadas (Lehrman, 1953, 1970).

En el sistema de lealtades, rivalidades y pasiones comunes a todas las actividades humanas, incluida la actividad científica, Lehrman pudo ser considerado como el enemigo máximo de la Etología. No obstante, un buen número de etólogos compartían los puntos de vista de Lehrman, cuestionando y comenzando a desmantelar desde el interior la teoría etológica del instinto, culminando en el análisis magistral de R. Hinde (1959, 1966) sobre el concepto de *drive* unitario y sobre los modelos energéticos de motivación.

Así pues, va quedando desde entonces el concepto de innato más y más desechado del lenguaje etológico, ya que al definirse por exclusión (sería innato lo que no es aprendido), tendría dicha categoría muchas posibilidades de ser heterogénea (Hebb, 1953).

Además, los experimentos por los que se pretendían delimitar los comportamientos innatos de los aprendidos por eliminación de las experiencias base del aprendizaje no tienen a menudo una interpretación tan simple como se pretendía, habiéndose en dichos experimentos a menudo deprivado a los sujetos de experiencias irrelevantes para el desarrollo del comportamiento en cuestión.

Como resultado de estas críticas, a partir de los años cincuenta se viene dando una cierta aproximación entre las diferentes tendencias del

estudio del comportamiento. Por una parte muchos etólogos se percataron de la necesidad del tratamiento estadístico de los datos de campo y de la conveniencia en ciertos casos de realizar experimentos. Por otra parte, algunos psicólogos se plantearon lo artificioso de las condiciones de laboratorio al tratar de obtener conclusiones sobre el valor del comportamiento en la supervivencia natural. Así pues, en lo que a la Etología se refiere, nos encontramos en los años sesenta con un enfoque válido en muchos aspectos, que había desarrollado una metodología apropiada y había incluso invadido otras disciplinas y, no obstante, estaba en buena parte desprovisto de teorías generales. Lo que quedaría de sus inicios como más característico sería su enfoque naturalístico y su dedicación a cuestiones de evolución y adaptación.

Una revolución conceptual estaba, sin embargo, ocurriendo en el estudio de la evolución del comportamiento desde mediados los años sesenta, plasmándose formalmente en 1975 en la publicación por Edward O. Wilson de su obra *Sociobiología, la nueva síntesis* (Wilson, 1975; Barash, 1982).

La Sociobiología supondría un *agiornamento* de los estudios etológicos cuando todas las construcciones en que se apoyaba la biología del comportamiento iban sucumbiendo y la selección natural como paradigma coherente se mantenía y adquiría vigor. Además, desde un principio el nuevo enfoque se propuso estudiar la evolución de la conducta no según los planteamientos históricos y estáticos de la Etología clásica, sino como un proceso en marcha (fig. 2.4).

Según esto, la nueva disciplina de la Sociobiología se planteó como un miembro más de la familia de ciencias de la evolución, ocupándose específicamente del estudio de los sistemas sociales animales y trabajando dentro de un cuerpo de teoría bien contrastado, usando principalmente de la moderna Biología de Poblaciones.

Además, buena parte del progreso sociobiológico se ha basado en avances metodológicos tales como el reconocimiento individual por los investigadores de los sujetos de estudio (bien mediante el marcaje o reconociéndolos según la variación individual) y la adopción de modelación matemática avanzada, desarrollándose principalmente dos enfoques: la programación linear y la teoría de juegos.

La interpretación sociobiológica se apoya por una parte en la idea de que los fenómenos de macroevolución son tan sólo la suma de eventos evolutivos a pequeña escala, sin diferir pues cualitativamente de ellos. Por otra parte, han sido abandonadas por la Sociobiología como falacias las interpretaciones tan al uso en la Etología clásica, según las cuales el valor adaptativo del comportamiento se medía por el beneficio que derivara el grupo (principalmente la especie o población), más que el propio individuo implicado. Ante el escasísimo apoyo que los hechos aportan a

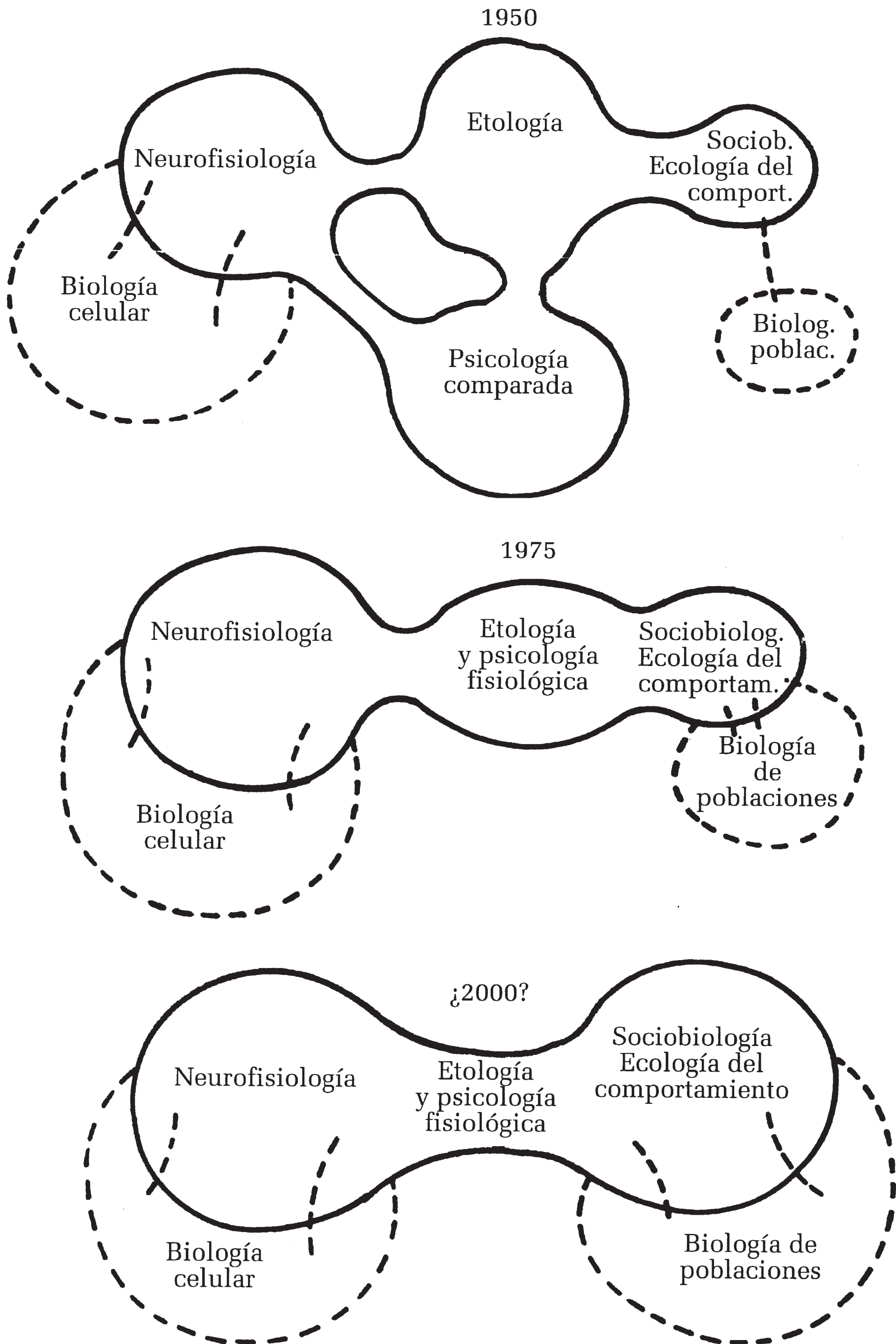


Figura 2.4.–Desarrollo de los estudios sobre comportamiento animal en la segunda mitad del siglo XX, según Wilson (1975).

la teoría de selección de grupo (Wynne-Edwards, 1962; Williams, 1966), se ha hecho necesaria la búsqueda de mecanismos de selección individual.

Así, aunque con frecuencia coinciden los intereses del individuo y los del grupo en que aquél se integra, a veces esos intereses entran en conflicto (caso, por ejemplo, de un área de alimentación de un grupo que sólo puede soportar a un determinado número de individuos). Lo que numerosas investigaciones demuestran es que la selección trabaja únicamente a favor del individuo, conviniéndole al grupo sólo en el caso de que así se favorezca al individuo.

Si, como ejemplo, nos detenemos en el caso de la agresión, algunos de los primeros etólogos invocaban el bien de la especie (selección de grupo) para explicar la frecuentemente poco dañina agresión entre congéneres (Lorenz, 1966). Sin embargo, cuando se ha dispuesto de resultados de miles de horas de observación sobre poblaciones silvestres se ha comprobado que la agresión sirve para asegurar al propio agresor la obtención de su parte de los recursos (selección individual), siendo relativamente frecuente la lucha a muerte e incluso el canibalismo (Wilson, 1975).

El principio de la selección por parentesco, desarrollado por W. D. Hamilton en 1964 en base a conceptos de Genética de Poblaciones, ha ayudado a comprender situaciones de otra forma inexplicables. Ya que se compartían genes con los parientes, Hamilton propuso que el éxito de éstos debería ser de interés a los individuos. De esta manera, ya que se comparte como media la mitad del genoma con los hermanos, deberíamos esperar comportamiento «altruísta» entre ellos, de forma que con tal comportamiento se ayudase a preservar los genes propios de que ellos u otros parientes son portadores.

Sería pues mediante la selección por parentesco como habrían llegado a instalarse comportamientos altruístas, tales como la restricción de la propia reproducción por parte de las hembras de insectos sociales, en beneficio de la reproducción de la hembra reina. Un ejemplo con el mismo significado sería, entre otros, el de la voz de alarma contra el predador, que puede poner en peligro al individuo vigilante y que, sin embargo, ayuda a resguardarse a los compañeros de grupo, dándose este fenómeno principalmente cuando éstos son parientes.

De acuerdo con estas expectativas, la experiencia de campo ha demostrado que el altruísmo es más frecuente entre los individuos más estrechamente emparentados y dentro de poblaciones con escasa dispersión y, por tanto, con mayor probabilidad de parentesco (Brown, 1975).

Otro concepto que resume una variedad de fenómenos sociales es el de la inversión en la cría, elaborado por R. L. Trivers, principalmente a partir de 1972. La teoría de inversión parental considera la relación entre

el coste, energético o de otro tipo, de la inversión en la crianza de la prole y la energía que se reserva para la propia supervivencia, en lo que ésta vale posibilitando nuevas generaciones (Trivers, 1972, 1974).

Dado que el sexo que más invierte en la cría será un recurso limitado, apetecido y por el que competirán los representantes del otro sexo, se entiende que el grado de inversión en la cría por parte de machos y de hembras tenga amplias repercusiones sobre la agresión competitiva intrasexual, las características de cortejo y de la elección de pareja y los aspectos morfológicos y fisiológicos relacionados directamente con la reproducción, así como con el sistema de apareamiento.

Como ejemplo de las repercusiones de la inversión parental diferencial entre los sexos tenemos el caso de los frecuentemente poligínicos o promiscuos mamíferos y las más a menudo monógamas aves. Así, ya que en los primeros las hembras se han comprometido a una alta inversión energética durante la gestación y la lactancia, sería en su interés simplemente elegir el macho que proporcione las mejores condiciones de supervivencia a la prole (mediante, por ejemplo, la defensa de un buen territorio) o bien que sea portador de genes de alta calidad. Para los machos de mamíferos, quienes generalmente invierten poco o nada en cuidado parental, sería más ventajoso en términos de éxito reproductivo el invertir en la formación de nuevos hijos en varias hembras.

Para el caso de las aves, las características de su reproducción, y principalmente las mayores oportunidades de cooperación entre ambos sexos incubando los huevos, cuidando el nido y alimentando a los pollos, habrían favorecido un reparto más equitativo del esfuerzo de los sexos, promoviéndose más bien la monogamia como el sistema idóneo por el que el padre y la madre se aseguraran la supervivencia de los hijos.

La reorganización revolucionaria que la Sociobiología impone en los estudios de comportamiento social no podía quedar sin crítica. Así, a los pocos meses de editada en 1975 la obra de Wilson *Sociobiología, la nueva síntesis,* el autodenominado *Grupo para el Estudio de la Sociobiología y de la Ciencia para el Pueblo,* liderado por R. C. Lewontin, atacó la propia base del enfoque sociobiológico en cuanto que, según dicho grupo, la Sociobiología se basaba en conceptos de Genética de Poblaciones más bien provisionales y necesitados de revisión. Además, el grupo de críticos acusaba al propio Wilson de aliarse con los teóricos políticos más reaccionarios, al incluir a la especie humana como sujeto de análisis en un esquema de determinismo biológico en el que podrían apoyarse actitudes racistas y de mantenimiento del *status quo.*

La respuesta de Wilson a la crítica inicial se ha seguido de contracríticas, implicando a numerosas personas de varios ámbitos, no únicamente científicos. Lo que ha venido a conocerse como «la controversia sociobiológica» ha sido también sometida a análisis, siendo la interpre-

tación más plausible la aportada por U. Segerstrale (1990). Según esta interpretación, la disensión se basaría más bien en un conflicto entre los puntos de vista de los dos representantes más destacados de cada facción (E. O. Wilson y R. C. Lewontin) sobre el método científico, así como en sus diferentes actitudes y opiniones sobre política y moral.

Así, mientras que Wilson no tuvo ningún inconveniente al crear el nuevo paradigma sociobiológico en utilizar de modo provisional las fórmulas de la Genética de Poblaciones en tanto no se desarrollaran otras mejores, Lewontin era partidario de desechar categóricamente las fórmulas disponibles, excepto para los pocos casos en que se sabía que sí eran aplicables con certeza absoluta. Así pues, Lewontin se situaría en posiciones antirreduccionistas extremas y diametralmente opuestas a las de Wilson, para quien la simplicación deliberada sería crucial en el desarrollo de las construcciones teóricas.

El otro aspecto de la controversia, según Segerstrale, se referiría a las posiciones político-morales de ambos científicos. Wilson, para quien la teoría evolutiva sería la explicación total, haría énfasis, en su pretensión de socavar la influencia de la religión sobre la moral, en la explicación mecanicista del altruismo, confiando en que a la larga el desarrollo sociobiológico proporcionaría un código ético justo.

Lewontin, por su parte, en su propia versión del marxismo, vería la Sociobiología como una ciencia perjudicial a la humanidad, al menos en los aspectos sociopolíticos relevantes, ya que si bien el énfasis en la obra de Wilson se hacía en la variación individual y no en las diferencias entre grupos, no existiendo pues base para tildarla de promotora del racismo, sí lo sería, según Lewontin, en cuanto a su componente de determinismo biológico, en el que otros determinismos, entre ellos el racismo, podrían apoyarse.

Parte II

LAS CAUSAS INMEDIATAS DEL COMPORTAMIENTO: MECANISMOS Y ONTOGENIA

Capítulo 3

La causación del comportamiento: modelos clásicos y causas externas

JUAN CARLOS GÓMEZ Y FERNANDO COLMENARES

3.1. Introducción

3.1.1. Causación, motivación y mecanismos

En un libro de introducción al comportamiento animal, un conocido etólogo finalizaba así su capítulo dedicado al análisis de los mecanismos causales o motivacionales de la conducta:

> «Este capítulo habrá resultado de utilidad si ha servido para convencer al lector de que no existen principios unificadores o teorías generales ampliamente aceptadas en el estudio de la motivación. Probablemente el consenso sobre la naturaleza de los mecanismos motivacionales sea menor que en cualquier otra área de la etología» (Halliday, 1983, p. 133).

Nosotros preferimos advertir de esta circunstancia al lector desde el primer momento. De los cuatro porqués de que consta el estudio del comportamiento animal, según la formulación clásica de Tinbergen (1963), el de la causación de la conducta es el que ofrece una mayor variedad de enfoques y perspectivas y un menor grado de consenso entre los etólogos. No obstante, el lector no debe asustarse. No albergamos el propósito de que experimente traumáticamente esa complejidad y falta de consenso. Nuestra exposición estará organizada de acuerdo con un plan basado en gran medida en nuestra propia visión de las cosas; no constituye una forma de organización universalmente aceptada por todos los investigadores del comportamiento ni agota todos los contenidos posibles, pero esperamos que resulte útil y entretenida para el lector que desea introducirse en el, por lo demás, fascinante campo de las causas y mecanismos de la conducta.

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 41-62. 1994.

El objetivo de este capítulo es mostrar cómo se estudia el comportamiento de los animales en el nivel que Tinbergen (1963), en su ya clásico esquema sobre los objetivos de la etología, denominaba *causación*. Lo primero que tenemos que aclarar es que este nivel de estudio del comportamiento se conoce también con otros nombres: algunos autores se refieren a él como las *causas inmediatas* de la conducta; otros le dan el nombre de estudio de la *motivación* o *mecanismos* del comportamiento. Es especialmente importante recordar la equivalencia entre los conceptos de *causación* y *motivación*, ya que en otras disciplinas, y en nuestro propio uso cotidiano de la palabra, el término «motivación» se utiliza para referirse tan sólo a una parte de los mecanismos de la conducta; generalmente, aquella relacionada con los aspectos «energéticos» del comportamiento. Por ejemplo, una definición típica de motivación dentro de la psicología es la siguiente:

> «las fuerzas internas que determinan las metas de una persona o un animal» (Sutherland, 1989).

Comparemos, sin embargo, esta definición con la que ofrece el etólogo Patrick Colgan (1989):

> «El tema de la motivación animal se ocupa de cómo y por qué los animales realizan unas actividades concretas: qué mecanismos internos generan la conducta, cómo influyen sobre estos mecanismos los estímulos procedentes del ambiente exterior, y cómo beneficia la conducta en cuestión al animal» (p. vii).

Como puede apreciarse, la definición de este etólogo es más amplia que la del psicólogo. Mientras que, en general, para este último la motivación es sólo un aspecto de los mecanismos internos que causan el comportamiento, para el etólogo la palabra «motivación» puede abarcar la totalidad de los mecanismos causales, tanto internos como externos.

No obstante, hay etólogos que prefieren dar un sentido más restringido al término «motivación», reservándolo para los mecanismos internos de la conducta. Por ejemplo, Aubrey Manning y Marian Stamp Dawkins (1992) afirman lo siguiente:

> «…los distintos factores internos que contribuyen a que un animal se comporte de una manera determinada suelen recibir el nombre de "motivación"». (p. 71).

Para evitar confusiones, nosotros vamos a utilizar preferentemente la expresión «mecanismos causales» de la conducta para referirnos tanto a los factores internos como a los externos; cuando usemos la palabra «motivación», será en el sentido más restringido propuesto por Manning y Dawkins.

3.1.2. El lugar de la causación en los cuatro porqués

Aclarada esta posible ambigüedad semántica, vamos a pasar a ocuparnos primero del lugar que los mecanismos causales ocupan dentro de los cuatro porqués o niveles de estudio clásicos de Tinbergen. Imaginemos que nos enfrentamos al problema de cómo estudiar una conducta cualquiera, por ejemplo, la conocida conducta de impronta o troquelado (*vid.* también capítulo 5). Esta consiste, como es sabido, en que las crías de ganso y de otras aves, durante su período de inmadurez, aprenden a seguir a su madre a todas partes a las pocas horas de haber salido del cascarón. Konrad Lorenz ilustraba espectacularmente esta conducta haciendo él mismo de «ganso madre» al que seguían los polluelos cuya madre había sido suplantada por el etólogo austriaco. Ahora bien, la cuestión que interesa al investigador del comportamiento animal es averiguar *por qué* siguen los polluelos a su madre. Según Tinbergen, al formular una pregunta como esa, en realidad estamos haciendo cuatro preguntas distintas, cada una de las cuales pertenece a un nivel de estudio diferente y, por lo tanto, requiere un tipo de respuesta distinto.

Nivel funcional: Podemos decir, por ejemplo, que los polluelos siguen a su madre porque esto les proporciona protección y alimento, es decir, porque el hecho de seguir a su madre (que los guía, los protege, los conduce al alimento, etc.) les facilita la supervivencia en el entorno. Esta es una respuesta *funcional*, en la cual explicamos la existencia de una conducta invocando sus consecuencias adaptativas, la función que desempeña en beneficio del organismo: los polluelos siguen a su madre porque eso les ayuda a sobrevivir. Pero esta respuesta es incompleta. Por ejemplo, podría argumentarse que a los polluelos de ganso les resultaría igualmente beneficioso permanecer en un nido resguardado y ser alimentados por sus padres, como de hecho sucede en tantas otras especies de aves. ¿Por qué los gansos siguen a su madre y no permanecen en nidos si ambas conductas pueden ser adaptativas? Para responder a esta pregunta tenemos que pasar a un nuevo nivel explicativo.

Nivel evolutivo (filogenético): La conducta de improntación en los gansos es el resultado de la historia evolutiva de esta especie. Fue esta conducta, y no la de permanecer en un nido, la que resultó beneficiosa en el pasado de la especie y la que se ha transmitido genéticamente a lo largo de su evolución. En este nivel, explicamos la existencia de una conducta por el valor adaptativo que ha tenido en la historia evolutiva de la especie. Pero, una vez más, nuestra pregunta sigue sin haberse respondido del todo. Por ejemplo, podríamos plantear la objeción de cómo se explica que los gansos criados por Konrad Lorenz le siguiesen a él y no a su madre. ¡Lo que la evolución ha favorecido es que los gansos sigan a sus madres, no a Konrad Lorenz! Esta objeción sólo puede resolverse en el plano del desarrollo ontogenético.

Nivel de desarrollo (ontogenético): Los gansos seguían a Konrad Lorenz porque en el momento crítico en que tenían que aprender a seguir a su madre (que generalmente es el primer objeto voluminoso en movimiento que contemplan), su lugar estaba ocupado por el famoso etólogo austriaco. La curiosa conducta de estos gansos se explica por su *historia individual*, por la ontogenia de su conducta. La evolución no determina exactamente que el polluelo siga a su madre, sino al objeto en movimiento que percibe en el período crítico, que en la mayor parte de las ocasiones es su madre. Así, pues, en última instancia, el que un polluelo siga a su madre depende de que la vea en el momento crítico después de su nacimiento. Esto nos lleva al cuarto nivel explicativo: el de los mecanismos o causas inmediatas de la conducta.

Nivel de causación inmediata (mecanismos): Si el polluelo no pudiese ver a su madre o no fuese capaz de desplazarse, no podría seguirla. Si no fuese capaz de retener de algún modo una especie de («imagen» de su madre en el momento de la improntación, no podría reconocerla como el objeto a seguir. Deben existir unos *mecanismos* internos (perceptivos, motores, de aprendizaje, etc.) capaces de realizar todas estas funciones que componen el fenómeno de la impronta. Las funciones sólo pueden existir en la medida en que haya mecanismos que las realicen; determinar cuáles son esos mecanismos y cómo operan es otra manera de responder a la pregunta de por qué los polluelos de ganso siguen a sus madres. Y este es el nivel de explicación del que nos vamos a ocupar en este capítulo y el siguiente.

Aunque los cuatro porqués de Tinbergen constituyen niveles diferentes de estudio de la conducta, no son independientes entre sí: el objetivo de la etología es explicar el comportamiento en estos cuatro planos simultáneamente. Al fin y al cabo, cabría decir que lo que *evoluciona* en la filogénesis y lo que se *desarrolla* en la ontogénesis son los *mecanismos* capaces de generar conductas *adaptativas.* En esta frase aparecen integrados los cuatro porqués de la etología y se recoge el mensaje fundamental que Tinbergen pretendía transmitir con su esquema: el hecho de que una explicación completa del comportamiento sólo puede alcanzarse estudiándolo desde los cuatro niveles, formulando los cuatro tipos de preguntas y dando los cuatro tipos de respuestas, porque, en última instancia, ninguno de los cuatro niveles es concebible sin los otros.

Sin embargo, el estudio real de la conducta requiere muchas veces una fragmentación analítica, que nos obliga a formular las preguntas e intentar responderlas una por una. La exposición de las preguntas y las respuestas también ha de hacerse de forma secuencial. Por eso, en este capítulo y el siguiente vamos a centrarnos en el cuarto tipo de preguntas: las que se interesan por los mecanismos que hacen posible que los organismos generen sus conductas. Como el lector tendrá oportunidad de comprobar,

la aludida necesidad analítica no impedirá que, a lo largo de la exposición, aflore la interdependencia que en última instancia existe entre los cuatro niveles. Dicho esto, pasamos a ocuparnos del estudio de los mecanismos o causas inmediatas de la conducta.

3.1.3. El estudio de las causas inmediatas de la conducta

El estudio de las causas inmediatas de la conducta no es un objetivo exclusivo de la etología: también lo es de la psicología, la fisiología, la neurobiología, y otras disciplinas semejantes. Por supuesto, nosotros vamos a centrarnos en las formas específicas en que la etología estudia esta cuestión, intentando deslindarlas de los enfoques de las demás disciplinas. Pero el lector debe tener presente que los límites entre la etología y las demás disciplinas que estudian el comportamiento a veces son borrosos e imprecisos[1].

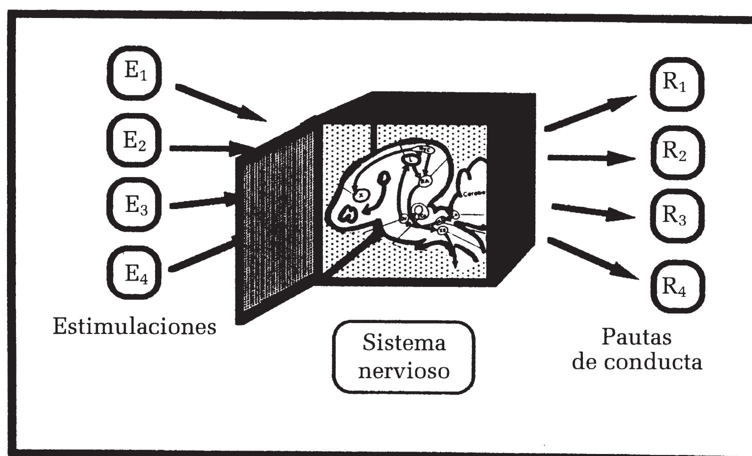
Hay dos maneras básicas de afrontar el problema de los mecanismos del comportamiento: una consiste en abrir el organismo y ver de qué materiales consta, cómo están dispuestos y de qué manera afectan a la conducta. Es algo similar a destripar un reloj o quitarle la tapa a un ordenador para estudiar su maquinaria. Por eso, a veces esta solución recibe el nombre de «enfoque de *hardware*»). Este es el término inglés con que se designa la maquinaria de que consta un ordenador: la pantalla, el teclado, el disco duro, los *microchips,* las conexiones entre sus distintos elementos, etc. En el caso de la conducta, el enfoque del *hardware* puede, a su vez, centrarse en aspectos muy distintos: por ejemplo, en el nivel anatómico podemos intentar comprender cómo los huesos, los ligamentos y la musculatura hacen posible la realización física de los movimientos de que consta la conducta; en cambio, en el nivel neurofisiológico, intentaríamos comprender la organización del sistema nervioso que controla toda esa maquinaria muscular (fig. 3.1a).

La otra manera de abordar la cuestión consiste en conservar intacto el organismo e intentar inferir qué propiedades deben poseer sus mecanismos

---

[1] Esto sucede no sólo en el nivel de las explicaciones causales sino también en los otros tres niveles, pero, una vez más, es en este en el que parece más acusada esa delimitación imprecisa y esa especie de condena a la interdisciplinariedad que caracteriza a la etología; condena que, por lo demás, y como sugieren Hinde (1982) y Bateson y Klopfer (1989), también puede interpretarse como su atractivo más poderoso. A este respecto, merece la pena citar las palabras textuales de Bateson y Klopfer (1989): «Si nos planteamos cuestiones relativas al mundo natural, sería muy raro que obtuviésemos una comprensión profunda del mismo a partir de un solo método o un solo marco teórico. En nuestra opinión, el atractivo de la etología ha consistido precisamente en la buena disposición de sus cultivadores a dejarse inspirar por personas formadas en otras disciplinas, cualquier intento de circunscribir la etología corre el peligro de ser intelectualmente entontecedor…» (pp. v-vi).

a) EL ENFOQUE FISIOLÓGICO
(Abrir la «Caja negra»)



b) EL ENFOQUE ETOLÓGICO
(Hipótesis sobre los mecanismos de la «Caja negra»)

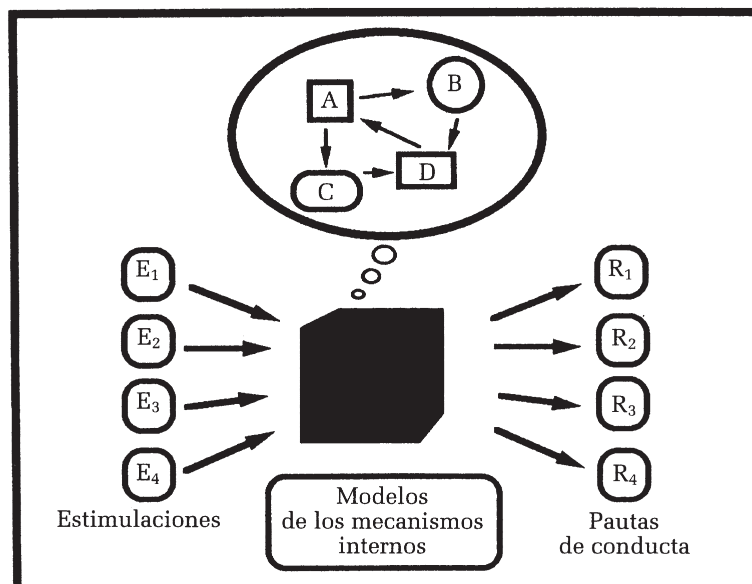


Figura 3.1.–Los dos enfoques de estudio de los mecanismos de la conducta. a) El enfoque fisiológico o de *hardware* se basa en la apertura de la «caja negra» que constituye el organismo para poder estudiar los mecanismos nerviosos que median entre los estímulos y las respuestas. b) El enfoque etológico o de *software* hace inferencias acerca de los mecanismos internos del organismo basándose en la observación de las estimulaciones que recibe y sus pautas de acción. La sensación de que el enfoque fisiológico observa directamente lo que el enfoque etológico sólo puede «imaginar» es engañosa, ya que al abrir la «caja negra» uno no encuentra diagramas explicativos de la organización del sistema nervioso. Las inferencias y las hipótesis son también imprescindibles en el enfoque de *hardware.*

causales estudiando sistemáticamente su conducta en relación con los acontecimientos que ocurren en el medio en que se desenvuelve. Este es el enfoque que suele conocerse con el nombre de nivel de *software*. Continuando la analogía anterior, este término hace referencia a ese otro componente de los ordenadores que son los programas, gracias a los cuales la maquinaria disponible se comporta de una forma o de otra: escribe un texto, efectúa cálculos matemáticos o traza dibujos. La maquinaria que contiene y ejecuta los programas es la misma (a menos que usemos otro modelo de ordenador), pero la «conducta» del ordenador varía espectacularmente en función de cuáles sean las «instrucciones» aportadas por cada programa.

Este nivel de estudio del comportamiento se conoce también con el nombre de enfoque de la *caja negra*, porque en él asumimos que el sistema nervioso del organismo es como una caja negra, cerrada, a cuyo interior no podemos tener acceso directo, y sobre cuyos contenidos sólo podemos hacer conjeturas o hipótesis, basándonos en la observación de las relaciones entre lo que *entra* en la caja (la estimulación del medio) y lo que *sale* de ella (las respuestas del organismo) (fig. 3.1b). Esta es la manera en que los etólogos tienden a estudiar los mecanismos de la conducta, aunque hay que tener presente que los territorios del *software* y del *hardware* no están separados por fronteras cerradas.

A veces existe una cierta polémica acerca de si la etología, para comprender las causas inmediatas de la conducta, no debería aproximarse más a los enfoques fisiológicos o de *hardware*. Lo que late detrás de esta polémica es el problema de hasta qué punto podemos obtener un conocimiento científico útil a partir de un enfoque de *software*. Puesto que la conducta es una función del sistema nervioso –se razona– ¿no sería mejor partir siempre de nuestro conocimiento del cerebro a la hora de estudiar el comportamiento y prescindir de los enfoques de tipo *software*, que, como su propia denominación inglesa indica, serían enfoques «blandos», en el sentido de ser poco rigurosos?

Hay dos tipos de motivos por los que el enfoque de *software* puede considerarse imprescindible en el estudio de la conducta. El primero hace referencia a motivos prácticos: si tuviéramos que esperar a disponer de la información y las técnicas necesarias para enfocar desde el punto de vista fisiológico cualquier comportamiento, casi todos los aspectos de la conducta de la mayoría de los animales no podría abordarse aún de forma científica. La complejidad de los sistemas nerviosos es tal que, aun con las elaboradas técnicas de que disponemos en la actualidad, no podemos soñar con dar explicaciones fisiológicas de la mayor parte de las conductas que interesan al etólogo.

Pero, en nuestra opinión, hay una razón de tipo lógico que es más importante. Aun cuando decidiésemos partir de un enfoque fisiológico,

de *hardware,* y dispusiéramos del conocimiento y los instrumentos necesarios para abordar el estudio de cualquier conducta, no podríamos prescindir del enfoque de *software si* quisiéramos comprender los datos fisiológicos mismos. Para dar una explicación de cómo funcionan los centros nerviosos y de qué manera se relacionan con el comportamiento, es preciso que formulemos hipótesis e interpretaciones teóricas acerca de cómo están organizados y cuál es la lógica de su funcionamiento; y la formulación de este tipo de modelos teóricos es, en definitiva, lo que hace un enfoque de *software.*

Sería ingenuo pensar que la diferencia entre un enfoque y otro es que, mientras que el etólogo *imagina lo* que hay en la caja negra, el neurofisiólogo lo *observa directamente. Al* levantar la tapa de la caja negra, encontramos la *caja gris,* el sistema nervioso: esa masa compuesta de un enorme número de unidades conectadas en una maraña de vías y centros cuya estructura es todo menos «evidente». Para comprender la «caja gris» necesitamos también hacer conjeturas e hipótesis acerca de su estructura. La organización del sistema nervioso no puede observarse directamente; hay que desentrañarla a base de hipótesis y teorías interpretativas.

La etología formula teorías y modelos acerca de las propiedades y estructura que deben tener los mecanismos causales para poder producir determinadas conductas. La neurofisiología intenta identificar estos mecanismos en el sistema nervioso. Por eso, lejos de constituir enfoques rivales, el fisiológico y el comportamental pueden considerarse como enfoques complementarios que empiezan su indagación por extremos distintos, pero que, en la medida en que no equivoquen su camino, acabarán coincidiendo en algún punto. Parece sensato que en nuestros estudios sobre la causación intentemos ajustarnos a lo que se sabe sobre la base fisiológica del comportamiento; es decir, que formulemos hipótesis compatibles con las propiedades conocidas del sistema nervioso. Pero también es sensato que el neurofisiólogo formule hipótesis relativas al sistema nervioso que sean compatibles con lo que los etólogos han desvelado del comportamiento animal.

Una disciplina de reciente creación, la *neuroetología,* intenta aunar los enfoques etológico y neurofisiológico. De momento, esta disciplina ha conseguido éxitos notables en el estudio de conductas simples en organismos con sistemas nerviosos (relativamente) poco elaborados. Muchos autores consideran inevitable que, a medida que avancen nuestros conocimientos neurofisiológicos, la etología vaya convirtiéndose de forma natural en neuroetología, pero, hasta que esto suceda, debemos trabajar activamente con los métodos etológicos de «caja negra» (*vid.,* por ejemplo, Manning y Dawkins, 1992).

Pasamos, pues, a ocuparnos del estudio de los mecanismos de la *caja negra* a partir de la observación de la conducta. Comenzaremos por pasar revista a los conceptos e ideas de la etología clásica.

3.2. El enfoque clásico de la causación del comportamiento

3.2.1. Causas externas

Una forma de estudiar los mecanismos causales de la conducta desde el punto de vista etológico consiste en analizar las relaciones entre la estimulación que recibe el organismo y las respuestas que este emite. Este enfoque recibe a veces el nombre de «estudio de las *causas externas* de la conducta». Los etólogos clásicos desarrollaron una serie de conceptos en relación con este problema que han tenido una gran importancia en el desarrollo de la disciplina (fig. 3.2).

Tomemos el caso de una conducta clásica: la pauta de recuperación de huevos en el ganso (*Anser anser*) (Lorenz y Tinbergen, 1938). Cuando, durante el período de incubación, un huevo rueda fuera del nido, esta ave ejecuta con el pico un movimiento mediante el cual hace que el huevo vuelva al interior del nido. De acuerdo con los conceptos de la etología clásica, una conducta como esta puede analizarse en tres elementos:

CONCEPTOS DE LA ETOLOGÍA CLÁSICA

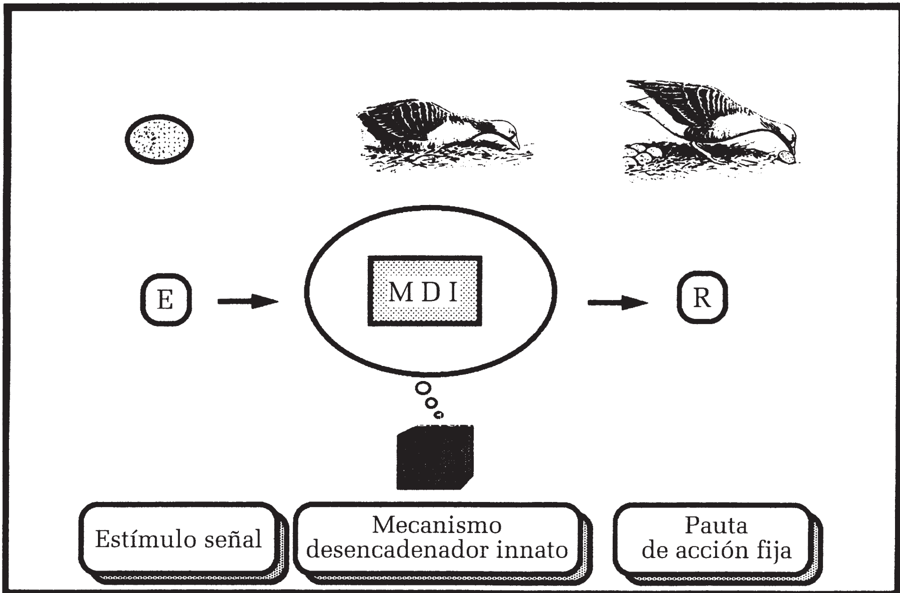


Figura 3.2.–Los tres conceptos básicos de la etología clásica ilustrados con el caso de la conducta de recuperar huevos en el ganso (*Anser anser*). La visión del huevo actúa como estímulo desencadenador; éste pone en marcha un mecanismo interno hipotético llamado «mecanismo desencadenador innato», que es la causa interna que activa la realización por parte del animal de la pauta de acción fija mediante la cual recupera el huevo. Véase el texto para más explicaciones.

a) Un *Estímulo Señal* –la presencia del huevo fuera del nido– que desencadena la realización de la conducta.
b) Una *Pauto de Acción Fija* (PAF), que es la respuesta estereotipada del ganso ante el estímulo señal.
c) Un *Mecanismo Desencadenador Innato:* La estructura interna del organismo que pone en marcha la PAF ante la presencia del estímulo señal.

Estímulos Señal

Este concepto se basa en la constatación de que los animales no responden a todos los estímulos que inciden sobre ellos, sino que, como consecuencia de su historia evolutiva, se encuentran especialmente sensibilizados a algunos; muestran *selectividad* hacia ciertas estimulaciones procedentes del ambiente exterior. A través de observaciones y experimentos de campo, los etólogos clásicos observaron cómo muchas conductas parecían controladas por la presencia de determinadas señales estimulares en el ambiente: por ejemplo, la mancha roja que hay en el pico de la gaviota argéntea desencadena la conducta de picoteo en sus crías; el vientre rojizo de los peces gasterósteos provoca una respuesta de ataque por parte de un macho que ocupa un territorio, mientras que, en estos mismos peces, el vientre abultado típico de una hembra cargada de huevos provoca respuestas de galanteo (Tinbergen, 1951); o, en el caso que nos ocupa, la visión del huevo provoca la conducta de hacerlo rodar de nuevo al nido.

Cuando el estímulo señal es una característica morfológica o una conducta de otro animal (como sucede en los tres primeros ejemplos de antes), los etólogos clásicos solían llamarlo *desencadenador social.* Los desencadenadores sociales han evolucionado para desempeñar la función de señales comunicativas y regular las interacciones entre individuos. El vistoso y complicado plumaje de los pavos constituye un ejemplo de desencadenador social de naturaleza morfológica sumamente especializado. En otras aves, sin embargo, lo que ha adquirido complejidad no ha sido la morfología, sino la secuencia de conductas que constituyen los movimientos de cortejo o de agresión. El desencadenador social fue el tipo de estímulo desencadenador innato más estudiado por los etólogos clásicos.

La determinación de qué parte de la estimulación a que estaba expuesto un animal constituía el «estímulo señal» se hacía mediante experimentos. La técnica más usual consistía en la elaboración de modelos como los de la figura 3.3, en los que las características cuyo valor de señal se quería estudiar aparecían aisladas. Así es como Tinbergen pudo determinar que el estímulo señal relevante para desencadenar la lucha en el gasterósteo era el color rojo del vientre del adversario, o que el estímulo señal que controlaba la respuesta de abrir el pico en las crías de gaviota era la mancha roja del pico de la madre (Tinbergen, 1951). El hecho de que en mu-

chos de estos ejemplos la respuesta pudiese evocarse mediante modelos sumamente toscos del otro animal, con tal de que el estímulo señal estuviese presente, fue lo que llevó a conceder gran importancia a este concepto como modelo de los mecanismos de control externo de la conducta. A veces, incluso, era posible elaborar «estímulos señal supranormales», es decir, modelos artificiales que eran más eficaces que los originales naturales (fig. 3.3).

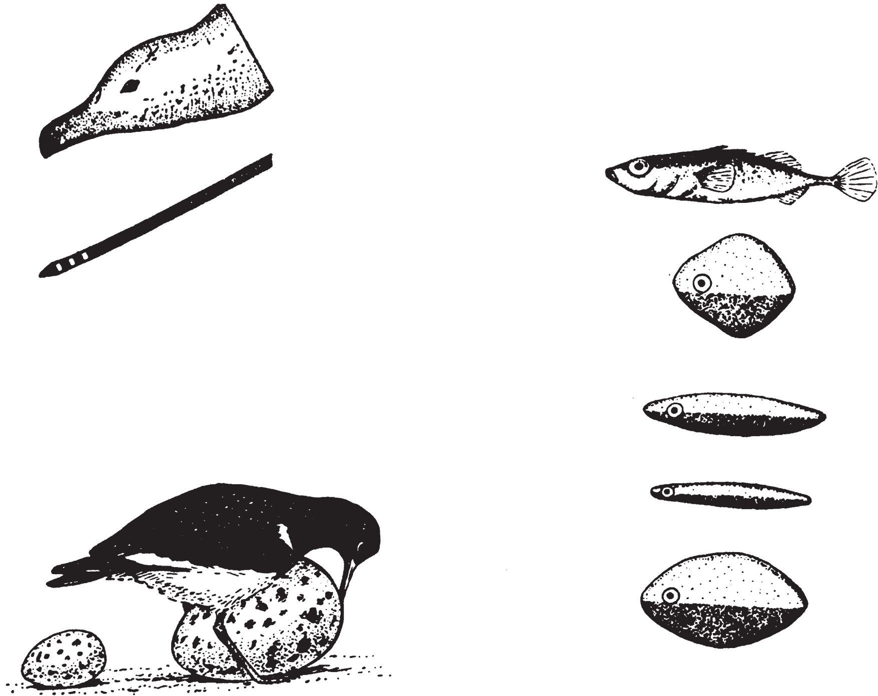


Figura 3.3.–Tres ejemplos clásicos de modelos artificiales empleados para estudiar los estímulos desencadenadores. Arriba a la izquierda, un modelo fiel al natural de la cabeza de la gaviota argéntea (con una mancha roja en el pico) y un lápiz de color rojo con manchas blancas. El lápiz es capaz de provocar incluso más respuestas en los polluelos que el modelo natural. Algo similar ocurre con los modelos de gasteróosteo que aparecen a la derecha. Los cuatro modelos burdos de abajo provocan más respuestas que el modelo natural. Finalmente, abajo a la derecha, un pájaro ostrero prefiere ejecutar la acción de hacer rodar el huevo sobre un modelo artificial de tamaño muy superior al huevo normal. El uso de modelos artificiales permite aislar las características estimulares que controlan el desencadenamiento de la conducta (ejemplos tomados de Tinbergen, 1951, 1963a).

Las Pautas de Acción Fijas (PAF)

Ligado al concepto de desencadenador innato se encuentra el de *Pauta de Acción Fija.* Las PAF son formas de comportamiento estereotipadas e innatas que, según el modelo clásico, ocurrirían siempre de la misma manera, no sólo en el mismo individuo sino también en todos los repre-

sentantes de la misma especie. Los ejemplos son innumerables: movimientos de cortejo en las aves, posturas de amenaza y ataque, conductas de incubación o, en el caso que nos ocupa, la conducta de recuperación de huevos. Konrad Lorenz concebía estas pautas como equivalentes a caracteres morfológicos, tales como la forma de las alas, la cabeza o el pico, de manera que podrían incluso utilizarse como criterios de clasificación taxonómica (Lorenz, 1981). Las PAF, según la concepción de la etología clásica, serían desencadenadas por sus correspondientes estímulos señal. En nuestro ejemplo, el estímulo del huevo fuera del nido desencadena la acción estereotipada de recuperarlo: el ganso estira el cuello, coloca el pico justo más allá del huevo y, finalmente, manteniendo esta posición, mueve el huevo hacia el nido manteniendo el pico en contacto casi con el suelo. Durante el trayecto, el pico efectúa pequeños movimientos laterales de ajuste para impedir que el huevo ruede a un lado.

Las pautas de acción fijas, como los caracteres morfológicos, desempeñan funciones específicas y son el producto de la historia evolutiva de cada especie. La etología clásica concebía el repertorio de conducta de un organismo como un conjunto de pautas de acción fijas cuya descripción y catalogación (conocida como elaboración del *etograma* de la especie) era la primera tarea del etólogo.

Mecanismos desencadenadores innatos

¿Pero cuál es la conexión que existe entre los estímulos señal (la visión del huevo descarriado) y las pautas de acción fijas (la respuesta de recuperación del ganso)? ¿Qué mecanismos hay en el interior de la caja negra para hacer que determinados estímulos produzcan determinadas respuestas específicas? Lorenz y Tinbergen (1938) suponían que los responsables de esta conexión eran los denominados *mecanismos desencadenadores innatos,* estructuras internas hipotéticas que estarían conectadas, por una parte, a los órganos de los sentidos del animal y, por otra, a los órganos efectores, de tal manera que, en nuestro ejemplo anterior, cuando en el campo de visión del ganso aparece el huevo fuera del nido, el mecanismo se activa y pone en marcha la conducta correspondiente.

Lorenz y Tinbergen observaron que la conducta de recuperación del ganso constaba de dos componentes: el movimiento de atracción con el cuello y los pequeños movimientos laterales de ajuste efectuados con el pico para contrarrestar el bamboleo del huevo. El movimiento del cuello, una vez puesto en marcha, continuaba hasta ser completado aunque el huevo se perdiese accidentalmente por el camino; es decir, parecía que, en este caso, cuando el mecanismo desencadenador innato ponía en marcha la pauta de acción fija, esta ya no se paraba hasta haberse ejecutado por completo. La visión del huevo (el estímulo desencadenador) sólo controlaba la puesta en marcha del mecanismo; una vez desencadenado este,

los estímulos provenientes del huevo ya no ejercían ningún control sobre la ejecución de la pauta.

En cambio, los pequeños movimientos laterales de ajuste sólo se efectuaban en respuesta a la estimulación del huevo mientras rodaba. Esto significaba, según Lorenz y Tinbergen, que la conducta tenía dos componentes: un *componente fijo,* que es el movimiento del pico hacia el pecho que, una vez puesto en marcha, se ejecuta con independencia de los estímulos externos, y otro *de orientación,* que son los movimientos laterales de compensación y que están bajo control directo de la estimulación ambiental. El componente fijo es el que se encuentra, de principio a fin, bajo el control directo y exclusivo del mecanismo desencadenador innato (Tinbergen, 1951).

3.2.2. Causas internas

Lorenz y Tinbergen pensaban que la conducta de los animales podía concebirse como un vasto sistema de pautas de acción fijas generadas por su correspondiente sistema de mecanismos desencadenadores, que estarían controlados por estímulos señal específicos. Sin embargo, los estímulos señal procedentes del exterior no podían ser el único factor que controlaba los mecanismos desencadenadores. En efecto, las respuestas de un animal ante un mismo estímulo pueden variar de un período de tiempo a otro. Por ejemplo, el ganso sólo responde a la presencia de un huevo fuera del nido durante el período de incubación. ¿A qué se debe esto? Pensemos en un caso típico: el de las conductas de alimentación. La presencia de comida puede provocar una ávida respuesta de ingestión por parte de un animal que no haya comido hace tiempo, mientras que la visión de la misma cantidad de comida puede dejar indiferente al animal si se ha alimentado hace poco. Intuitivamente, explicamos estas diferencias de conducta diciendo que, en un caso, el animal *tenía hambre y,* en el otro, no; es decir, recurrimos a algún factor interno que fluctúa en el tiempo para explicar por qué unas veces un estímulo desencadena una respuesta, y otras, no.

El hecho de que los animales puedan responder a los mismos estímulos de distinta manera en función del momento en que los perciben se toma como indicio de que existen *causas internas* que controlan la conducta. El efecto de los estímulos señal depende de cuál sea el estado interno del organismo: la visión del alimento desencadena la respuesta de ingerirlo sólo si el animal tiene *hambre,* es decir, si su estado motivacional interno es receptivo a ese estímulo y favorece esa respuesta.

Lorenz intentó explicar este hecho con su modelo hidráulico de la motivación (fig. 3.4). Según este modelo, los mecanismos de la conducta funcionan como cisternas, activando las pautas de conducta mediante

la liberación de energía (representada por el agua de la cisterna). La liberación de energía puede producirse por dos causas: la presencia de un estímulo externo que *tire* del dispositivo que tapona la salida de la cisterna, o la acumulación de una gran cantidad de energía que *empuje* el cierre aun en ausencia de un estímulo apropiado. Por supuesto, la manera más eficaz de poner en marcha el mecanismo es que se den al mismo tiempo un estímulo desencadenador que *tire* y un nivel de energía que *empuje*.

Este modelo explicaría por qué los estímulos señal actúan unas veces, y otras no, y por qué la intensidad de las respuestas del animal puede variar de un momento a otro. Cuando el estímulo abre la compuerta, la intensidad de la respuesta depende de la cantidad de energía almacenada que se libera. Y, si el estímulo *tira* pero no hay energía en el mecanismo, la pauta de conducta no se libera y no se produce respuesta alguna (por ejemplo, el animal saciado no consume la comida). Asimismo, este modelo explicaría el fenómeno de las *actividades en el vacío:* la realización de pautas de conducta en ausencia de las condiciones y estímulos pertinentes. Este fenómeno, ampliamente documentado por los etólogos clásicos, ocurriría cuando la cantidad de energía acumulada se hubiese hecho tan grande que no fuese necesario el concurso de un estímulo externo para hacer saltar el cierre de la compuerta. Pero, en general y en circunstancias normales, la aparición de las conductas sería el resultado de la interacción entre los estímulos ambientales (causas externas) y la energía motivacional (causas internas) (Tinbergen, 1951).

Cada organismo dispondría de varios mecanismos motivacionales de este tipo para regular las conductas de su repertorio. Tinbergen propuso un modelo en el que intentaba captar la organización jerárquica del conjunto de mecanismos motivacionales internos. Habría diferentes «instintos» (representados por diferentes «depósitos» de energía) organizados de tal manera que, al activarse uno (por ejemplo, el de reproducción), se pondrían en marcha una serie de instintos subordinados (por ejemplo, en el caso de la reproducción, se activarían los subsistemas de cortejo, nidificación, cuidado de las crías, etc.). En la figura 3.4 puede verse el modelo propuesto por Tinbergen para explicar cómo se organiza la conducta reproductora del pez espinoso. Cuando llega la época del año apropiada, la energía correspondiente a este «instinto» se acumula y se distribuye por los distintos niveles del sistema, que quedan en condiciones de activarse al aparecer los estímulos adecuados.

El sistema reproductor, como es lógico, coexiste con otros sistemas motivacionales: el de miedo, el agresivo (parcialmente solapado con el reproductor, como hemos visto), el de alimentación, etc. A veces, una misma estimulación exterior puede activar dos sistemas motivacionales incompatibles (p. ej., la visión de un rival puede activar simultáneamente los sistemas de miedo y agresión), dando lugar a una situación de

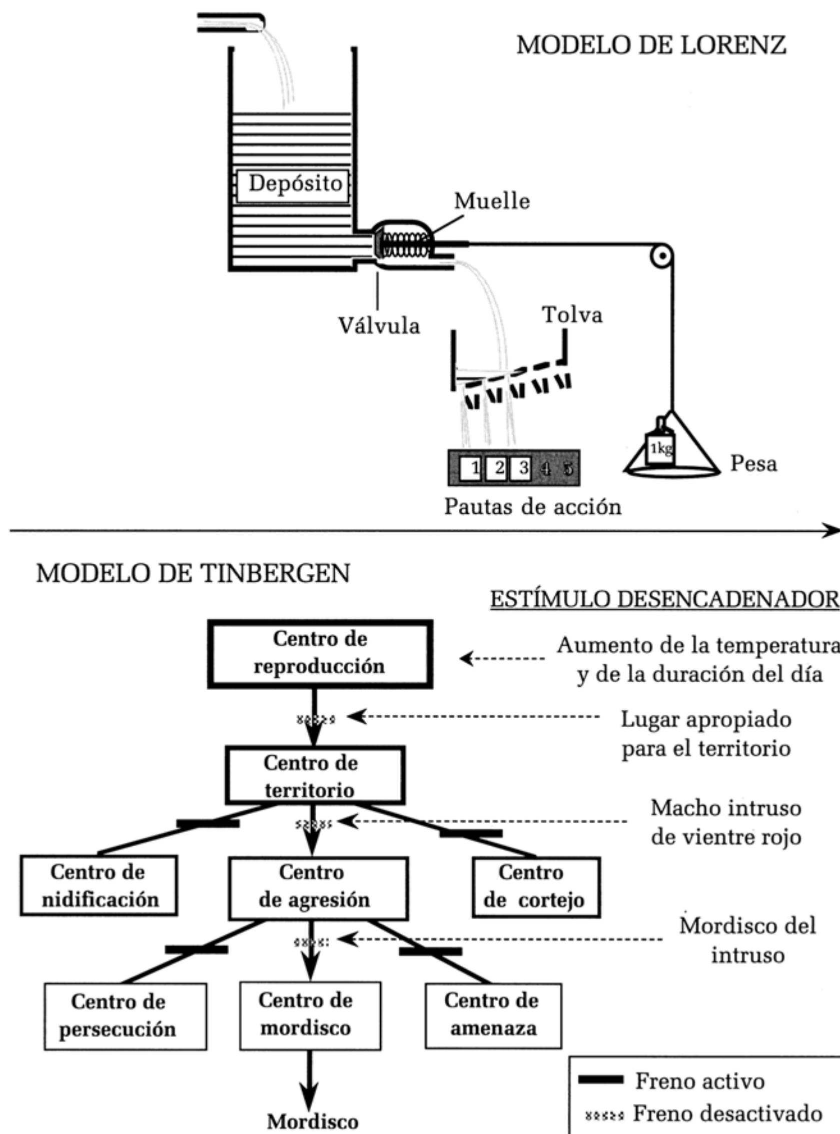


Figura 3.4.–Modelos clásicos de motivación. En la parte superior, el modelo hidráulico de Lorenz. Sólo se activan aquellas pautas de conducta a las que llega la energía (en blanco, en la figura). El grado de apertura de la válvula de la cisterna está controlado tanto por la presión del agua acumulada como por la fuerza con que la estimulación externa tira de ella. Abajo, modelo jerárquico de Tinbergen sobre la conducta reproductora del pez espinoso. El «instinto» reproductor está controlado por subsistemas que se despliegan de forma jerárquica y se encargan de aspectos cada vez más específicos de la conducta. Los centros se activan al aparecer estímulos desencadenadores que desactivan los «frenos» que, en condiciones normales, impiden que la energía pase a los centros inferiores. En la figura, aparece representado el proceso de activación de la pauta de «morder» al adversario (figuras dibujadas a partir de Toates, 1986; y Huntingford, 1984).

conflicto motivacional. En el capítulo siguiente examinaremos en detalle el problema de los conflictos motivacionales.

En resumen, la etología clásica, asociada fundamentalmente a los nombres de Konrad Lorenz y Niko Tinbergen, desarrolló una serie de conceptos y modelos relativos a las causas externas e internas del comportamiento que durante muchos años constituyeron el modelo explicativo de la conducta animal. Este modelo fue fecundo en la medida en que estimuló la realización de nuevas investigaciones, las cuales, como sucede en todas las ramas de la ciencia, han terminado por poner de relieve la insuficiencia de los modelos mismos que las inspiraron. Las investigaciones de los últimos 30 años han puesto de manifiesto que hay muchas conductas cuyos mecanismos son demasiado complejos para ser explicados satisfactoriamente mediante el esquema de la figura 3.4. Sin embargo, como veremos, la demostración de la insuficiencia explicativa de los conceptos elaborados por Lorenz y Tinbergen no ha venido acompañada por la formulación de un sistema alternativo tan general y ambicioso como el que propusieron estos pioneros de la etología. Como hemos señalado al principio de este capítulo, en la actualidad no existe un modelo de las causas de la conducta unánimemente aceptado por todos los etólogos. En lo que sigue, vamos a ver de qué manera ha aumentado nuestro conocimiento sobre la complejidad de los mecanismos de la conducta y vamos a examinar algunos modelos teóricos contemporáneos de estos mecanismos.

3.3. Las causas externas de la conducta: enfoques actuales

Las investigaciones acerca de los estímulos que afectan a la conducta han puesto de manifiesto que las situaciones en que la emisión de una pauta está causada por la mera presencia de un sencillo estímulo señal, como sostenían los modelos clásicos, es la excepción más que la regla. Por ejemplo, Baerends y Kruijt (1973) han analizado minuciosamente las características de la conducta de recuperar huevos fuera del nido en la gaviota argéntea (*Larus argentatus*), análoga a la estudiada por Lorenz y Tinbergen en el ganso (*Anser anser*), demostrando que el sencillo esquema que vimos en el apartado anterior no basta para explicar esta conducta.

Lejos de ser una pauta bajo el control sencillo y directo de un estímulo señal (el huevo fuera del nido), la conducta de recuperación de huevos en la gaviota dependía de muchas otras variables. En primer lugar, los huevos debían estar a menos de 15 cm del nido; si no, su presencia no provocaba la conducta en cuestión. Además, dentro de este intervalo de distancia, había posiciones más eficaces que otras. Pero, además, había determinados parámetros estimulares de los huevos que parecían ser más eficaces para provocar la respuesta de recuperación. Recurriendo a

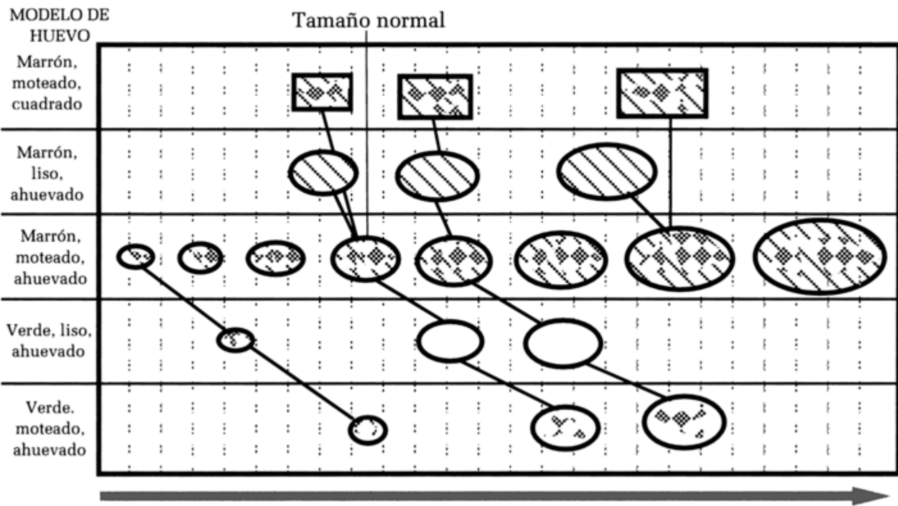


Figura 3.5.–Estudio sobre las características estimulares que desencadenan la conducta de recuperar huevos en la gaviota (*Larus argentatus*). En la figura aparecen distintos modelos artificiales ordenados de izquierda a derecha en función de su eficacia como desencadenadores de la conducta de recuperación. Las líneas unen modelos del mismo tamaño que, sin embargo, poseen valores estimulares distintos a causa de sus otras características. Obsérvese que un gran número de modelos actúan como «estímulos supranormales», al ser más eficaces que el huevo normal (adaptado a partir de Hinde, 1982).

la técnica experimental de usar modelos artificiales de los huevos cuyo tamaño, color, forma y textura variaban, Baerends y Kruijt pudieron determinar que, junto con la posición que ocupaban respecto al nido, los aspectos estimulares más importantes del huevo eran el *tamaño* (cuanto más grande fuese el huevo más fácilmente provocaba la conducta), el *color* (los huevos de color verde y amarillo eran más eficaces que los azules) y la *textura* (los huevos de textura moteada evocaban más respuestas que los lisos). La *forma* era el único aspecto estimular que apenas tenía efecto sobre la conducta de las gaviotas (éstas recuperaban indistintamente huevos redondos o cilíndricos).

Pero lo más interesante era que, cuando estas características se combinaban, su eficacia parecía sumarse. Es decir, si un huevo de un tamaño determinado tiene una eficacia, digamos, de t, un huevo de ese mismo tamaño que además sea verde será más eficaz ($t + v$) y, si además tiene pintas en lugar de ser liso, su eficacia como elicitador de la conducta de recuperación será aún mayor ($t + y + p$) (fig. 3.5; Baerends y Kruijt, 1973).

Esto significa que incluso una conducta aparentemente tan sencilla como esta ocurre en respuesta a configuraciones estimulares complejas más que simples estímulos señal. En lugar de responder unívocamente ante una característica muy específica, el animal actúa teniendo en cuenta

simultáneamente los valores de distintas características de la situación externa. Esto sucede en una conducta relativamente simple y estereotipada que, a primera vista, parecía encajar dentro del mecanismo clásico del desencadenador innato.

En otras ocasiones, la configuración estimular puede no actuar de forma sumativa, como en el ejemplo que acabamos de ver, sino de forma *multiplicativa o* interactiva. Por ejemplo, se ha comprobado que los modelos artificiales que simulan un alcaudón de espalda roja (*Lanius collurio*) evocan óptimamente la respuesta de ataque del papamoscas (*Ficedula hypoleuca*) cuando el modelo presenta simultáneamente el patrón de espalda roja y una línea negra en el lado de la cabeza. En cambio, cada patrón presentado de forma aislada sólo provoca un diez por ciento de respuestas. Es decir, en este caso la estimulación óptima resulta del efecto interactivo entre estímulos simples y no de su suma.

En otros casos, el efecto de la configuración estimular puede afectar a algún aspecto cualitativo de la conducta. Por ejemplo, en la figura 3.6 aparece representado un experimento sobre la respuesta de huida de la rana (*Rana pipiens*). En principio –partes (a), (b) y (c) de la figura– puede parecer que la reacción de la rana es una simple respuesta automática que ocurre en función de la dirección desde la que incide el objeto amenazador, siendo la dirección de huida preferida la que forma un ángulo de unos 135 grados respecto a dicho objeto. Sin embargo, la sencilla modificación experimental introducida en (d) –colocación de un obstáculo que bloquea la vía de huida más probable– muestra que el cerebro de la rana es capaz de procesar la totalidad de la configuración estimular, y la respuesta automática que genera no es una simple reacción al estímulo amenazador sino el resultado de un proceso de cómputo más complejo de la información ambiental.

La complejidad de la configuración estimular a que responden los organismos puede ser aún mayor en situaciones de interacción social, en las que los estímulos a los que hay que responder son otros animales. Pensemos, por ejemplo, en la respuesta que puede dar un chimpancé (*Pan troglodytes*) cuando otro le dirige una vocalización de amenaza. Su reacción no sólo puede variar en función de la intensidad de la vocalización percibida sino también de la identidad del emisor: la posición de su oponente en la jerarquía de dominancia puede ser fundamental para determinar su respuesta. Con todo, encontraríamos casos en los que, ante un mismo animal y en condiciones de motivación interna presumiblemente iguales, nuestro sujeto reaccionaría de distinta forma. Un factor muy importante en la respuesta del chimpancé ante la amenaza de otro es la presencia de otros animales que puedan ser potenciales aliados suyos o del oponente. Los conflictos en los chimpancés y muchos otros primates rara vez se resuelven con una confrontación estrictamente individual; la intervención de aliados ocasionales o permanentes hace que el desenlace

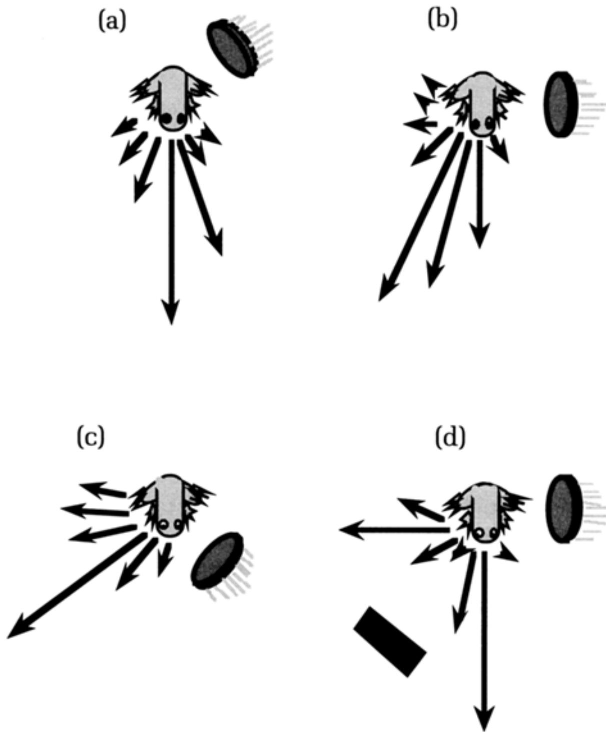


Figura 3.6.–Dirección de los saltos efectuados por la rana (*Rana pipiens*) en respuesta a la aparición de un objeto que se acerca amenazadoramente. La longitud de las flechas refleja la frecuencia con que la rana salta en esa dirección. En (a), (b) y (c) la rana tiende a saltar con más frecuencia en un ángulo de unos 135 grados en relación con el objeto que se acerca. Sin embargo, en (d), ante la presencia de un obstáculo que bloquea precisamente la dirección de huida más probable, la rana altera automáticamente su respuesta ajustándola a las nuevas condiciones del entorno (figura modificada a partir de Ingle, 1976).

del conflicto dependa de una compleja interacción social en la que participan varios individuos. Por eso, la respuesta de un chimpancé ante un estímulo como la vocalización de amenaza que otro le dirige depende de toda una configuración estimular de naturaleza social, constituida no sólo por los demás animales presentes en ese momento sino también por la historia reciente de sus interacciones (véase, p. ej., de Waal, 1982).

Es obvio que cuanto más compleja sea la situación estimular y más factores contextuales contribuyan a matizar la conducta que emite un organismo, menos utilidad tendrá un concepto como el de estímulo señal para analizar los factores externos que controlan el comportamiento.

Pero, incluso en el caso de organismos con repertorios de conducta relativamente sencillos, en los que la noción de estímulo señal puede resultar relativamente útil, hay que evitar caer en el error de concebir el

organismo como una especie de máquina que permanece a la espera de que aparezcan estímulos ante los que reacciona como un aguijón, concepción que, a veces, parece identificarse con el concepto de estímulo señal. Los animales son organismos activos y buena parte de la estimulación que incide sobre ellos es consecuencia de su propia actividad. Como dice Land (1983), los sentidos tienen una «naturaleza inquisitiva», son aparatos activos, no meros receptores pasivos. Además, hay que tener en cuenta que la actividad misma del organismo proporciona una estimulación sensorial propia (cinestésica y propioceptiva) y puede alterar el tipo de estimulación exterior recibida (por ejemplo, las gaviotas y gansos, al poner en marcha la primera fase de la conducta de recuperación de huevos –colocar el pico tras el huevo– pasan de una percepción visual del huevo a otra táctil).

En resumen, la investigación etológica actual asume que sobre los mecanismos internos de los animales incide en todo momento una gran cantidad de información (no sólo externa sino también interna, procedente del propio animal) que el organismo tiene que analizar e integrar. Incluso en los casos que la etología clásica había identificado como simples estímulos señal, se comprueba que el animal tiene que percibir en realidad configuraciones estimulares relativamente complejas.

Pautas de conducta

En cuanto al concepto clásico de pauta de acción fija, la investigación de los últimos años indica que dos de sus características definitorias –su carácter innato y estereotipado– deben matizarse. Aun en los casos en que encontramos pautas de conducta básicamente innatas, puede comprobarse que no son totalmente impermeables a la experiencia. Asimismo, el análisis detenido de la manera en que se ejecutan las pautas supuestamente «fijas» de acción pone de manifiesto que existe un grado considerable de variabilidad entre individuos e incluso dentro de un mismo individuo. Esto llevó a Barlow (1977) a redefinir el término y proponer su sustitución por el de *pautas de acción modales*, haciendo hincapié en que la identificación de las acciones como pertenecientes a una clase determinada es una decisión de naturaleza fundamentalmente estadística.

Por otra parte, son muchas las especies cuyo repertorio conductual difícilmente puede reducirse a un conjunto de pautas específicas que puedan describirse en detalle y de forma inequívoca. Por ejemplo, los chimpancés (*Pan troglodytes*) poseen pautas de explotación de recursos alimenticios mediante el uso de objetos de su entorno, como palos, hojas o piedras. Sin embargo, el tipo de pauta concreta que muestra cada chimpancé (palos para extraer termitas de sus nidos, piedras para partir frutos, hojas para extraer agua) depende del entorno en que se críe. Parece que la categoría conductual propia de la especie en la que habría que clasificar todas estas

pautas del chimpancé debería ser de carácter muy general, algo así como «uso de instrumentos para obtener comida». Esta categoría conductual propia de la especie podría adoptar formas muy distintas en cada individuo en función de diversos factores (el entorno físico en que crece, las pautas que poseen los chimpancés que le rodean, su experiencia individual, etc.). Además, la realización individual de cada pauta dista mucho de ser estereotipada y muestra una gran cantidad de ajustes a las condiciones concretas de cada situación. Los chimpancés de un mismo grupo pueden realizar la acción de «pescar» termitas de su nido con un palo de maneras relativamente distintas. Más adelante volveremos a ocuparnos de estas singulares conductas de los chimpancés que suelen considerarse como un caso de uso «inteligente» de instrumentos (ver capítulo 4).

Aunque la identificación de pautas típicas de conducta es un requisito de cualquier investigación etológica (puesto que estas constituyen las unidades básicas de análisis del etólogo; *vid.* Martin y Bateson, 1986), el concepto de pauta de acción fija de la etología clásica implicaba además una serie de suposiciones acerca del carácter innato y la forma de organización de la conducta. Hoy en día, sabemos que la mayor parte de la conducta de los animales no ocurre de acuerdo con esas suposiciones y, por eso, se recomienda o prescindir del término o actuar con cautela al usarlo (Dawkins, 1986).

Mecanismos desencadenadores

El concepto clásico de mecanismo desencadenador innato ha sido quizás el que más ha sufrido con el paso del tiempo. La idea de un mecanismo que se pone en marcha y ejecuta una pauta de acción con independencia de la información sensorial recibida posteriormente se ha visto confirmada en muy pocos casos. Típicamente, la conducta de los animales parece estar controlada por mecanismos de *retroalimentación o feedback*; es decir, por mecanismos que ejercen un control sobre la manera en que se producen las acciones utilizando la información proporcionada por la estimulación sensorial que entra en el organismo mientras se realizan dichas acciones. Por ejemplo, en el caso de la pauta de recuperación de huevos por el ganso, había al menos un componente –los movimientos laterales de ajuste del pico– cuya ejecución dependía de la información *retroalimentativa* que el animal recibía táctilmente acerca de los efectos de sus movimientos sobre la posición del huevo. El propio Tinbergen (1989), en el prefacio de la última reedición de su obra clásica, *El Estudio del Instinto,* señalaba como uno de los aspectos más criticables de su perspectiva de entonces el hecho de que «la discusión de la causación ni siquiera plantease el problema de la retroalimentación» (*vid.* capítulo 4).

Asimismo, el hecho de que, como acabamos de ver, la estimulación que desencadena las pautas sea más compleja de lo que inicialmente se creía

indica que los mecanismos internos para captar e integrar esa estimulación han de ser también mucho más complejos de lo que el concepto de mecanismo desencadenador suponía. Qué tipos de mecanismos internos se proponen en la actualidad es algo de lo que nos vamos a ocupar en el capítulo siguiente.

3.4. Resumen

En resumen, los conceptos que la etología clásica formuló para explicar las causas de la conducta sirvieron para generar estudios que han puesto de manifiesto que las propiedades de los mecanismos causales de la conducta son más complejas de lo que estos modelos pioneros suponían. Los tres conceptos básicos –estímulo señal, mecanismo desencadenador innato y pauta de acción fija– se han redefinido perdiendo sus anteriores implicaciones teóricas o incluso han llegado a abandonarse.

Capítulo 4

Mecanismos y causas internas de la conducta

JUAN CARLOS GÓMEZ Y FERNANDO COLMENARES

4.1. Los modelos motivacionales de causación interna

Como hemos visto en el capítulo anterior, el concepto de motivación nace de una sencilla observación cotidiana: un mismo estímulo no provoca siempre una misma respuesta. La presencia de comida puede provocar, unas veces, una ávida respuesta de ingestión por parte de un animal y, otras, puede dejarle indiferente. El hecho de que los animales puedan responder a los mismos estímulos de distinta manera en cada momento se toma como demostración de que existen *causas internas* que controlan la conducta.

En general, existe consenso entre los etólogos actuales respecto a la necesidad de postular variables motivacionales intermedias para explicar la conducta. También existe consenso respecto al hecho de que la conducta es el resultado de la combinación de factores causales internos y externos: el que un animal coma o no en un momento dado depende, por un lado, de su estado fisiológico o motivacional (causa interna) y, por otro, de las propiedades de la estimulación disponible (causa externa; véase capítulo precedente).

Las relaciones entre factores internos y externos se intentan explicar mediante *Modelos Motivacionales.* Ya hemos visto, en el capítulo anterior, los modelos motivacionales clásicos propuestos por Lorenz y Tinbergen. También hemos visto cómo la complejidad de los fenómenos observados ha llevado a abandonar la mayoría de los conceptos en que se basaban estos modelos. ¿Cuáles son los modelos alternativos propuestos por los etólogos actuales? Como ya hemos comentado en el capítulo precedente, no existe un modelo generalmente aceptado por todos los etólogos. Distintos autores han abordado el problema de los mecanismos de la conducta utilizando enfoques distintos. Vamos a ver algunos de ellos.

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 63-91. 1994.

4.1.1. Modelos cibernéticos

Uno de los avances más importantes respecto a los modelos clásicos ha sido la incorporación del concepto de *feedback* o *retroalimentación* y otras ideas procedentes del campo de la cibernética. En las figuras 4.1 y 4.2 aparecen dos ejemplos de modelos relativos a los mecanismos de la conducta de alimentación y apareamiento en la rata (Toates, 1983, 1986). Estos modelos intentan hacer justicia a la complejidad de los mecanismos que parecen regular ambas conductas. Comencemos por la conducta de comer (fig. 4.1). Intuitivamente, cabría pensar que esta conducta podría explicarse mediante un sencillo mecanismo de retroalimentación, semejante al que poseen los termostatos, según el cual la ingestión de comida se pone en marcha cuando un indicador fisiológico del estado interno de animal (al que podemos dar el nombre de «hambre») alcanza un nivel determinado, y se para cuando el alimento ingerido hace bajar de nuevo el nivel del indicador. Este sería un caso sencillo de *retroalimentación negativa.*

Sin embargo, este modelo no se adecua a numerosos hechos repetidamente observados en la conducta de comer: 1) Los índices fisiológicos, como el nivel de glucosa en la sangre, pueden tardar algún tiempo en alcanzar el nivel indicativo de saciedad; sin embargo, el animal deja de comer antes de que esto suceda. 2) Un perro experimentalmente preparado con una fístula en el cuello para evitar que la comida llegue a su sistema digestivo puede dejar, sin embargo, de comer, aparentemente en respuesta a la estimulación bucal de la comida y sin que su estado fisioló-

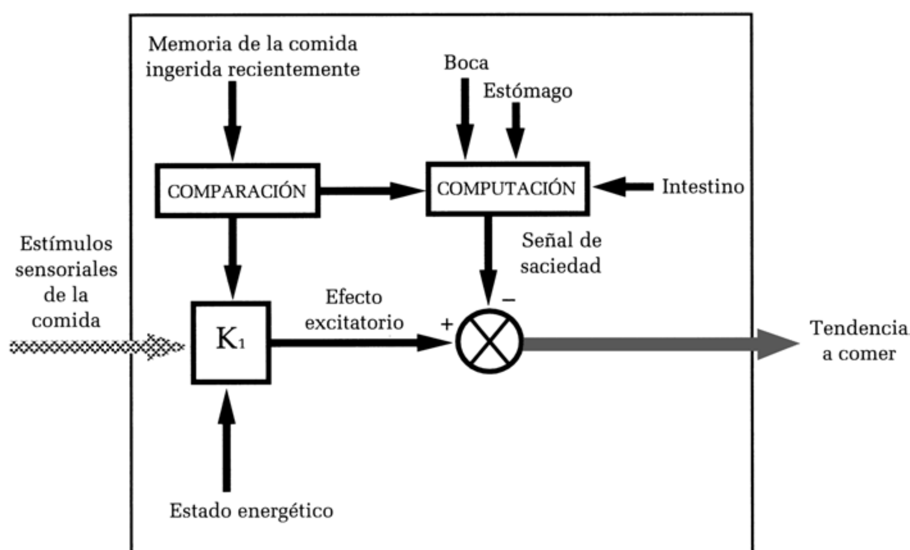


Figura 4.1.–Modelo cibernético de Toates sobre los mecanismos que regulan la ingestión de comida (adaptado de Toates, 1986).

gico haya podido variar. 3) Un animal saciado puede ponerse a comer otra vez si se le presenta comida nueva con distinta textura y sabor, llegando incluso a sobrealimentarse.

Estos hechos, y otros parecidos, parecen demostrar que la conducta de ingestión de alimentos está controlada por un sistema más complejo que un sencillo mecanismo de retroalimentación semejante al de los termostatos.

Los modelos propuestos por Frederick Toates (1983, 1986) intentan integrar estos hechos captando la verdadera complejidad de los mecanismos internos que regulan la conducta de alimentación. En el modelo de la figura 4.1, la visión, olor y sabor de la comida (estimulación externa) son captados por el organismo y provocan conjuntamente un determinado nivel excitatorio K, que es enviado a un centro de cómputo. Por otra parte, se activa un proceso de comparación con el recuerdo de la comida consumida recientemente, cuyos resultados son enviados a otro centro de computación donde se combinan con información procedente de la boca, el estómago y el intestino. Este centro, a partir de toda esta información, efectúa una serie de cálculos cuyo resultado constituye una *señal de saciedad,* que se envía al centro del que depende la puesta en marcha de la actividad ingestiva. En este centro dicha señal compite con la señal excitatoria proveniente de los estímulos sensoriales y del estado energético del organismo. El resultado de este cálculo es el que determina si el animal ingiere o no el alimento.

Que el animal coma o no depende, como vemos, de muchos factores que interactúan según las reglas de un entramado de centros y operaciones bastante complejo. Si un factor presenta un valor muy elevado (por ejemplo, si la comida es nueva y apetitosa, es decir, si provoca un valor K muy alto), es posible que el mecanismo se ponga en marcha aunque el resto de los factores no sea favorable (por ejemplo, si el animal ya ha comido mucho y sus constantes fisiológicas están estabilizadas). Lo contrario también puede suceder: si un animal hace mucho que no come y sus constantes fisiológicas están muy bajas, puede ingerir alimento de baja («calidad») (es decir, de valor K poco elevado).

Los mismos principios se aplican al caso de la conducta sexual del macho en la rata (fig. 4.2), también estudiado por Toates (1986). El que el macho inicie una monta depende de la combinación de la activación externa (Ae) e interna (Ai) que produce un nivel de activación potencial (Ap). Este nivel se combina, a su vez, (en K1) con el nivel de «activabilidad» del estado nervioso, produciendo el nivel de activación real (Ar). Si este supera un umbral determinado (U1), entonces el macho copula. Pero, como puede apreciarse, lo que sucede en cada parte del sistema depende de muchas otras variables que se conectan entre sí de modo inhibitorio o excitatorio. Por ejemplo, el hecho mismo de que ocurra la penetración

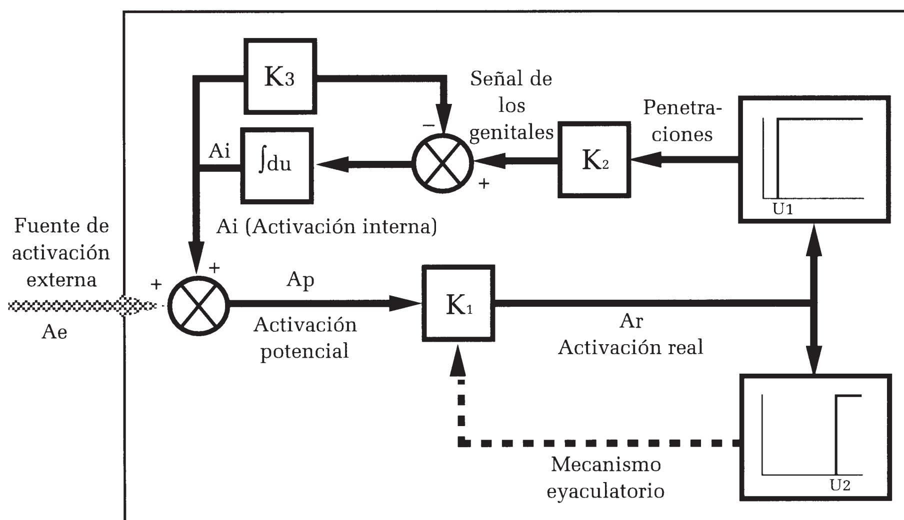


Figura 4.2.–Modelo cibernético del sistema de motivación sexual de la rata macho (adaptado de Toates, 1986).

supone un aumento de la activación interna del animal que, a través del bucle superior de conexiones, *retroalimenta positivamente* el nivel de activación real (Ar), lo cual repercute en el mantenimiento e intensificación de la pauta de copulación. Cuando la excitación alcanza un nivel de umbral determinado (U2), se pone en marcha la pauta de eyaculación, cuya finalización, como puede observarse en la figura, desencadena un poderoso efecto inhibitorio sobre el sistema de copulación y sobre el nivel de excitación interna, que decae rápidamente.

Modelos como estos parecen captar muy bien la complejidad de las relaciones entre los factores que controlan la conducta. Lógicamente, se consideran correctos en la medida en que predicen adecuadamente el comportamiento del animal. Por ejemplo, el modelo de conducta sexual que acabamos de ver predice correctamente el hecho de que, para provocar una segunda eyaculación, el macho necesita una cantidad menor de penetraciones. También capta adecuadamente fenómenos como la curva de recuperación después de un período de actividad sexual (Toates, 1986). Una ventaja añadida de este tipo de modelos es que su grado de detalle les otorga una gran proyección fisiológica, es decir, la posibilidad de usarlos como guías en la investigación neurofisiológica y su contrastabilidad casi directa con datos de esta procedencia.

4.1.2. Modelos Jerárquicos Complejos

Los modelos cibernéticos que acabamos de ver se aplicaban a sistemas de conductas aislados, como la alimentación o la actividad sexual.

Hay modelos más ambiciosos que pretenden explicar las relaciones entre varios sistemas de conductas. El modelo de Baerends (Baerends y Drent, 1970; Baerends, 1976) sobre las gaviotas en período de incubación, basado en varios años de minuciosos estudios observacionales combinados con experimentos de campo (algunos de cuyos resultados hemos visto en el capítulo anterior), es uno de los más elaborados. En cierto modo, puede considerarse heredero de los modelos jerárquicos de Tinbergen (*vid.* sección 3.2 en el capítulo anterior), pero presenta la novedad de combinar aspectos de la organización jerárquica con características procedentes de los modelos cibernéticos.

Su objetivo es explicar las relaciones entre las distintas conductas que pueden aparecer durante el período de incubación de la gaviota. Para ello postula la existencia de una serie de subsistemas de conducta organizados en un sistema de orden superior. El modelo consta de una lista de las pautas de conducta observables (parte derecha de la fig. 4.3) y de una serie de sistemas de control hipotéticos organizados en dos niveles. Como puede apreciarse, se trata de un modelo tan sólo parcialmente jerárquico, ya que la jerarquía entre los sistemas se ve sobrepasada a veces por conexiones especiales, como las que ligan horizontalmente a los sistemas entre sí, y dependencias múltiples de las pautas de conducta respecto a los centros que las controlan (por ejemplo, las cinco pautas comprendidas entre «agachar el pecho» y «dar vueltas» dependen simultáneamente de los sistemas de instalación y construcción). Asimismo, el modelo incorpora distintos niveles de interacción entre los sistemas. Por ejemplo, la pauta de recuperación de huevos (ver sección 3.1 del capítulo precedente), tercera conducta empezando por arriba de la figura 4.3, está controlada por el Subsistema de Incubación y por el Sistema de Nidificación, y también se encuentra conectada con la pauta de «mirar alrededor». Como puede apreciarse, esta figura nos da una imagen de la conducta de recuperar huevos muy alejada de la pauta fija controlada por su mecanismo desencadenador innato de la etología clásica. Aquí la pauta de recuperación se encuentra inmersa en un complejo sistema de centros de control e interconexiones que pueden inhibir o activar su aparición. Más adelante, en la sección sobre el conflicto entre sistemas motivacionales, volveremos a referirnos a este modelo.

4.1.3. Modelos de espacio de estados

Se trata de modelos muy elaborados cuyo objetivo es proporcionar un medio de captar globalmente la complejidad de los mecanismos de control de la conducta. Un modelo de espacio de estados parte de la idea de que la conducta depende de la interacción entre un número indeterminado, pero muy elevado, de variables internas y externas que controlan la producción del comportamiento (fig. 4.4). Su promotor más importante es David McFarland (McFarland, 1985; McFarland y Houston, 1981).

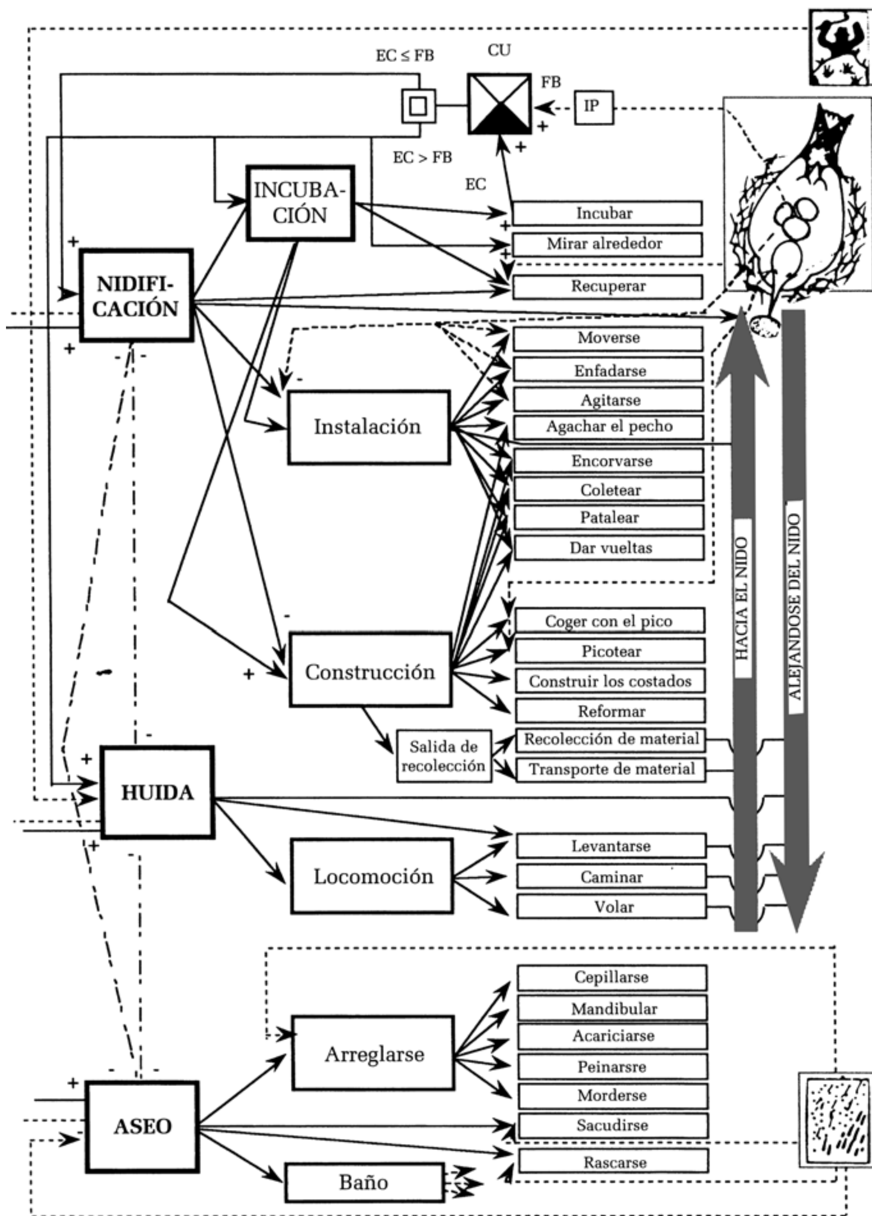


Figura 4.3.–Modelo jerárquico complejo sobre los sistemas que controlan la conducta de incubación en la gaviota (adaptado de Baerends, 1970). Obsérvese cómo la jerarquía de los sistemas se ve constantemente sobrepasada por conexiones de *feedback que* establecen una compleja trama de interrelaciones de facilitación o inhibición entre los sistemas.

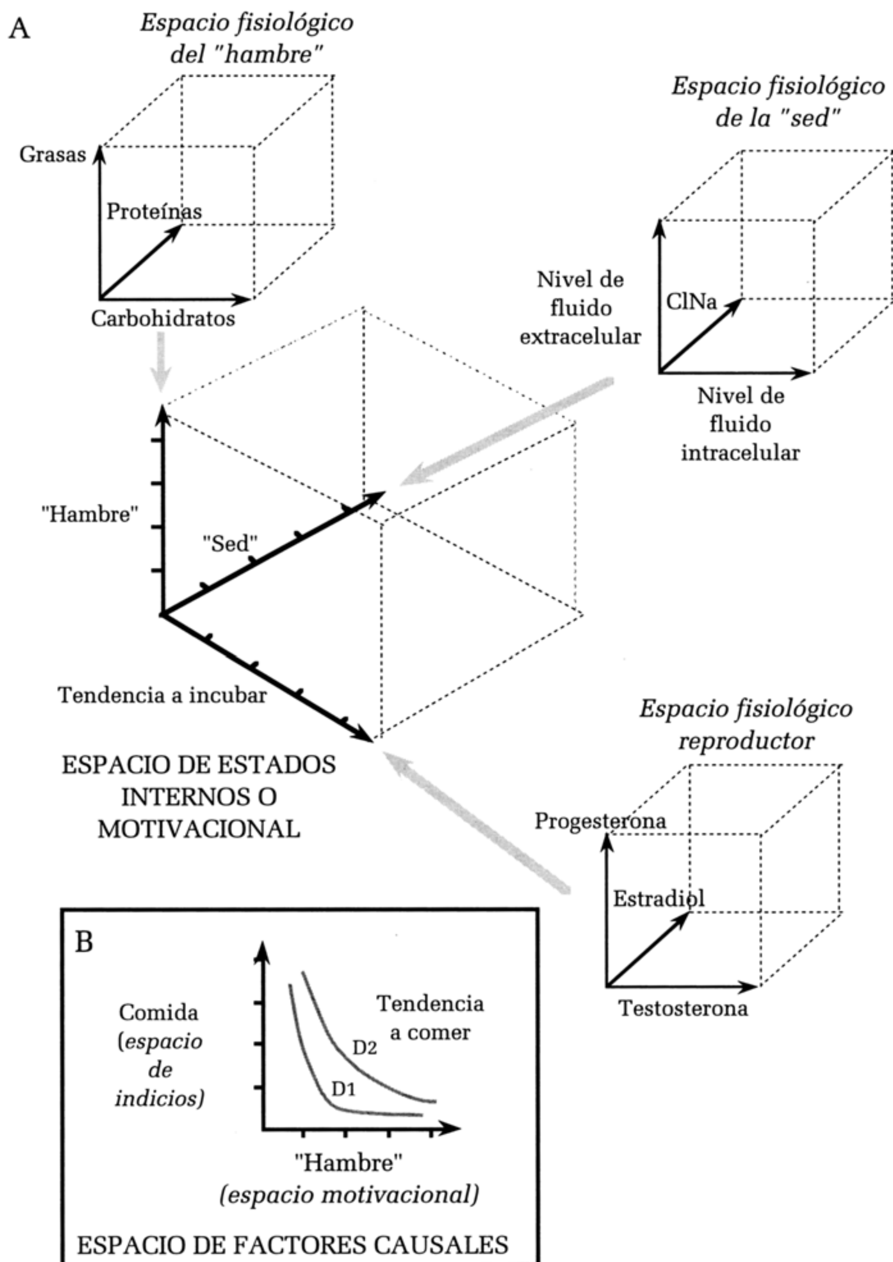


Figura 4.4.–Modelos de espacio de estados. A) El espacio motivacional está constituido por la combinación de todos los parámetros fisiológicos que afectan al organismo. Estos parámetros pueden combinarse en espacios multidimensionales para constituir índices que, a su vez, se combinan en nuevos espacios multidimensionales. B) La combinación de los espacios motivacional (causas internas) y de indicios (causas extornas) da lugar al espacio de factores causales. Véanse también figuras 4.5 y 4.6.

Las variables internas del organismo forman el denominado *espacio motivacional*, que puede representarse como un sistema de coordenadas compuesto de muchos ejes, tantos como variables son relevantes para el estado fisiológico interno del animal. Así, habría ejes relativos al nivel de comida (el «hambre»), el nivel de agua (la «sed»), las conductas reproductoras, la «agresividad», el «miedo», etc. En la figura 4.4, para facilitar la representación, aparecen sólo tres ejes, correspondientes a la «sed», el «hambre» y la tendencia a incubar los huevos, pero el lector debe tener en cuenta que el espacio motivacional puede incluir muchas más dimensiones. Los valores de estos ejes pueden considerarse, a su vez, resultado de la combinación de múltiples parámetros que podrían representarse con otros ejes. Por ejemplo, el nivel de «hambre» sería consecuencia de la interacción entre el nivel de grasas, proteínas, carbohidratos, glucosa, etc. El de sed, obedecería a una combinación similar de otros factores, y la tendencia a incubar dependería de la concentración de diferentes hormonas en la sangre. En conjunto, los valores de todos los ejes implicados en el estado fisiológico del organismo harían que en un momento dado este se encontrase en un punto determinado del espacio multidimensional que delimita todos los estados posibles de motivación interna del animal. Las variaciones motivacionales del organismo consisten en desplazamientos por este espacio multidimensional.

Pero el espacio motivacional o de causas internas es sólo la mitad de la historia. La conducta de los organismos depende también del espacio de causas externas, que en el modelo de McFarland recibe el nombre de *espacio de indicios*. La combinación de todos los factores que afectan al valor de la estimulación que proporciona el medio se representaría también en un espacio muldimensional.

Ya vimos anteriormente (véase capítulo precedente), a propósito de la conducta de recuperar huevos de la gaviota, cómo las dimensiones de las que depende el valor de los estímulos externos son variadas y pueden combinarse entre sí. En la figura 4.5, aparece un modelo de espacio de estados en el que se representa el efecto combinado de los factores que afectan al valor estimular de un huevo para provocar la conducta de recuperación (compárese con la figura 3.5, p. 57, del capítulo anterior). Las líneas de la figura unen aquellas combinaciones de características que poseen el mismo valor estimular (por ejemplo un huevo verde pequeño funciona con la misma eficacia que otro marrón grande), y reciben el nombre de *líneas isoclinas*. Las líneas isoclinas son un componente importante de los modelos de espacio de estados. Mediante ellas puede recogerse en un solo índice la interacción entre varios parámetros estimulares (o motivacionales, si se trata de factores internos). Así, vemos cómo el conjunto anterior de líneas isoclinas relativas al aspecto de los huevos puede resumirse en un «índice» que, en la figura 4.5, se pone en relación con otro factor externo relevante: la distancia respecto al nido. Esta relación,

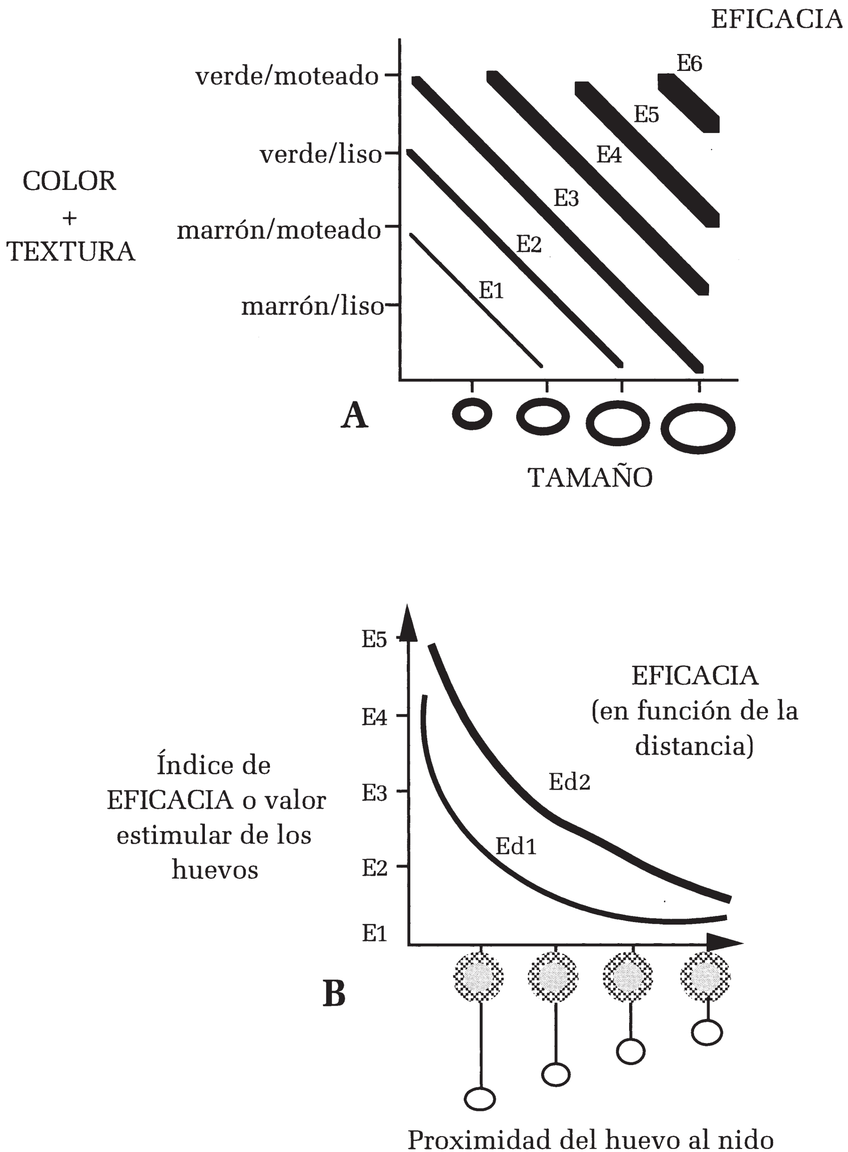


Figura 4.5.–A) Espacio de indicios correspondiente a las características estimulares en la conducta de recuperación de huevos de la gaviota argéntea. El grosor de las líneas isoclinas (líneas que unen estímulos de igual eficacia) indica el nivel de eficacia de los modelos para provocar la respuesta. El hecho de que estas líneas sean paralelas significa que las dimensiones representadas tienen efectos aditivos (véase capítulo anterior). B) Espacio de indicios correspondiente a la combinación de las características estimulares de los huevos y la proximidad al nido. El grosor de las líneas isoclinas (líneas que unen estímulos de igual eficacia) indica el nivel de eficacia de los modelos para provocar la respuesta. El hecho de que las líneas no sean enteramente paralelas significa que las dimensiones representadas interactúan de forma multiplicativa (véase capítulo anterior).

a su vez, da lugar a otra serie de líneas isoclinas que pueden resumirse mediante otro índice que es el que, finalmente, representaría el «valor de indicio» global del espacio de estímulos externos.

En los modelos de espacio de estados, los espacios muldimensionales interno y externo se combinan para especificar las *tendencias* del animal, dando lugar al denominado *espacio de factores causales* (fig. 4.4). La conducta que un animal realiza en un momento dado depende de la combinación de sus parámetros internos (espacio motivacional) y externos (espacio de indicios). Que un animal coma o no depende de su nivel de «hambre» tanto como de la presencia de alimentos adecuados; que la gaviota recupere o no un huevo depende de las características de este, pero también de la fase del ciclo reproductor en que se encuentre el animal.

En el espacio de factores causales pueden trazarse también líneas isoclinas que especifiquen qué puntos del espacio darán lugar a la misma conducta. De esta forma es posible, en teoría, comprender los cambios en la conducta de un animal como cambios de estado, es decir, desplazamientos por este espacio causal, determinados por desplazamientos en los espacios motivacional y de indicios, que, a su vez, están causados por la interacción entre múltiples parámetros internos y externos, respectivamente. Un punto cualquiera en el espacio causal corresponde a la *tendencia* de realizar una conducta determinada. Una misma conducta puede estar determinada por varios puntos distintos del espacio causal, es decir, puede estar controlada por distintas combinaciones de causas. Así, en la figura 4.4, la tendencia a dar la respuesta de ingestión de comida es igual en todos los puntos unidos por la línea isoclina D1. La línea D2 une todos los puntos en que el animal presenta una tendencia de alimentación mayor que la anterior, y así sucesivamente.

La situación que se presenta en la figura 4.4, con ser compleja, constituye una simplificación. Se refiere sólo a la conducta de ingerir alimentos y, por lo tanto, sólo tiene en cuenta los espacios correspondientes a la alimentación. Sin embargo, los espacios motivacionales y de indicios completos de cualquier animal deberían incluir también las tendencias correspondientes a otras actividades (beber, aparearse, cuidar los huevos, huir, agredir, etc.). Los modelos de espacio de estados aspiran, en última instancia, a captar todos los factores que controlan la conducta del animal. Pero esto supone ya entrar en el tema de la competencia entre sistemas motivacionales, del que nos ocupamos en el siguiente apartado.

El principal atractivo del enfoque de espacio de estados radica, como señala McCleery (1983), en que «no es exactamente un modelo de motivación… ni es una teoría específica. Es un marco de referencia dentro del cual pueden presentarse los modelos». Ya hemos visto cuán fácilmente puede aplicarse al estudio de Baerends y Kruijt (1973) sobre los parámetros estimulares que controlan la conducta de recuperar huevos, realizado

independientemente de este enfoque. En la sección siguiente, veremos cómo en el estudio de las prioridades de la conducta este enfoque puede permitir la integración de teorías a primera vista distintas.

4.2. Conflictos entre sistemas motivacionales

Como hemos visto, casi todos los modelos tienden a asumir que los organismos poseen un conjunto de sistemas motivacionales distintos. Hay sistemas de reproducción, de agresión, de huida, de alimentación, etc. En el modelo de Baerends sobre la conducta de la gaviota argéntea, que vimos con anterioridad, puede apreciarse un subconjunto de estos sistemas y algunas de sus interrelaciones (véase fig. 4.3).

Los grandes sistemas de conducta pueden ser incompatibles entre sí, como por ejemplo sucede entre los sistemas de agresión y huida de este modelo, o entre la alimentación y la reproducción. En un momento dado, el animal tiene que optar entre entregarse a una actividad o a otra. Sin embargo, a veces la estimulación proveniente del medio puede activar simultáneamente dos sistemas incompatibles. Por ejemplo, en la figura 4.3, si la gaviota percibe la aproximación de un extraño, se activa en ella el sistema de huida, pero, por otra parte, si está incubando sus huevos, también están activadas las pautas de protección del nido. Estamos ante lo que se conoce con el nombre de *conflicto motivacional.* ¿Qué hará la gaviota en esta situación?

4.2.1. El enfoque clásico

El conflicto motivacional fue uno de los temas favoritos de la etología clásica. Este fenómeno se intentó explicar a partir de los, modelos motivacionales desarrollados por Lorenz y Tinbergen (*vid.* capítulo 3). Su solución era que, al ser activados simultáneamente, dos sistemas podían inhibirse entre sí de tal manera que ninguno de ellos llegaba a activar del todo sus mecanismos desencadenadores y, por consiguiente, no podía expresarse la secuencia completa de movimientos de ataque o de huida. De esta manera, la gaviota de nuestro ejemplo puede permanecer en una postura intermedia entre huir del nido y hacer frente al intruso, hasta que uno de los sistemas tome definitivamente el mando. Por ejemplo, si el conflicto lo provoca un intruso situado a una determinada distancia, el hecho de que este se aproxime más aún puede «tirar» de la válvula del mecanismo de huida desencadenando definitivamente esta conducta.

Muchas veces, estas posturas intermedias provocadas por el conflicto pueden convertirse en una especie de ademanes o exhibiciones (*displays*), es decir una especie de esbozos incompletos de, pongamos por caso, una conducta de ataque. Por ejemplo, en el ganso *Anser anser* pueden encon-

trarse conductas en contextos agonísticos en las que aparecen «mezclados» componentes conductuales correspondientes a las motivaciones de «miedo» y «ataque». Por eso se conocen con el nombre de conductas o posturas *ambivalentes* (si son producto de una mezcla) o *movimientos de intención* (si resultan de la inhibición de algunos componentes de la pauta completa).

Los conflictos motivacionales son terreno abonado para la aparición de ademanes o exhibiciones (*displays*) que, en el curso de la evolución, pueden seleccionarse como señales comunicativas por su efecto sobre los demás individuos. Por ejemplo, si una conducta de agresión inhibida por la interferencia del miedo tiene, no obstante, el efecto de provocar la huida de los adversarios, por selección natural esta conducta puede acabar formando parte del repertorio del animal por sí misma, como *señal de amenaza.* Según la etología clásica, este es el origen de muchas de las exhibiciones y ademanes presentes en las conductas agonísticas de los animales. A este proceso evolutivo de conversión de una conducta de conflicto en señal comunicativa se le ha denominado *ritualización* (véase capítulo 12).

Sin embargo, algunas de las conductas que aparecen en una situación de conflicto motivacional no son ni una versión inhibida de la conducta completa ni una mezcla de conductas opuestas, sino conductas pertenecientes a un sistema motivacional aparentemente ajeno a los dos en conflicto. Por ejemplo, en muchas especies de aves es frecuente que, en medio de una interacción agonística en la que exista un conflicto entre las motivaciones de ataque y huida, aparezcan conductas de atusamiento de las plumas, pertenecientes al sistema de aseo. O, en el caso de los gasterósteos machos, en medio de un combate uno de los animales pueden ponerse a excavar el suelo, lo cual constituye una pauta de nidificación correspondiente al sistema reproductor. Estas conductas se han denominado *actividades de desplazamiento.*

La explicación que los etólogos clásicos daban a la existencia de estas conductas aparentemente gratuitas y absurdas era que, cuando el conflicto entre dos sistemas se encontraba tan equilibrado que ninguno de los dos conseguía imponerse, la energía acumulada en ellos (recuérdese el. modelo de Lorenz, figura 3.4, p. 55, del capítulo anterior) se «desbordaba», es decir, tendía a encontrar algún medio de expresión, y este consistía en la activación de una pauta perteneciente a un sistema o instinto irrelevante en esa situación y, por consiguiente, no paralizado por el conflicto. Muchas señales comunicativas parecen tener su origen precisamente en la ritualización de actividades de desplazamiento provocadas por situaciones de conflicto. Estos actos evolutivamente ritualizados pasan a estar controlados por un sistema motivacional distinto. Por ejemplo, la versión ritualizada de la pauta de atusamiento de las plumas en muchas especies de patos, en principio ligada al sistema de aseo, habría

pasado en el curso de la evolución a estar controlada por los sistemas de agresión.

La ritualización suele ir acompañada de una modificación de la estructura morfológica de la pauta. Esta puede volverse más estereotipada y exagerada; puede perder algunos de sus componentes o puede adquirir una intensidad típica. Esto es lo que, muchas veces, puede permitirnos distinguir entre una conducta ambivalente o de desplazamiento que surge genuinamente como consecuencia de un conflicto motivacional en un momento dado y una conducta que ya se ha convertido en señal por selección natural y está directamente controlada por un solo sistema motivacional.

El estudio de los conflictos motivacionales y sus consecuencias es una de las aportaciones más originales y duraderas de la etología clásica. Como es lógico, su explicación teórica de los mecanismos que producen el conflicto ya no se acepta en la medida en que sus modelos motivacionales se han mostrado inadecuados; pero la identificación del fenómeno en sí y de su importancia evolutiva como generador de señales comunicativas sigue siendo una de las grandes aportaciones de la época clásica de la etología. Dawkins (1986) señala, no obstante, que debemos ser cautos a la hora de seguir usando términos como «actividad de desplazamiento», tan ligados a un modelo teórico que ya no se acepta. Baerends y Drent (1970) propusieron su sustitución por el término más neutral de *actividades de interrupción,* en referencia a su aparición en medio de secuencias conductuales aparentemente no relacionadas con ellas.

4.2.2. Modelos actuales de la interacción entre sistemas motivacionales: la toma de decisiones

En la actualidad, es frecuente referirse al problema del conflicto motivacional como el problema de la *toma de decisiones.* Los organismos se enfrentan al problema de «decidir» cuál de las numerosas actividades posibles en un momento dado es la que deben realizar. Este problema está íntimamente ligado al de la *optimalidad,* es decir, la adopción de la alternativa de conducta más adaptativa en cada momento (*vid.* capítulo 8). Por ejemplo, un animal enfrentado al dilema de huir ante un intruso o atacarle tiene que «tomar una decisión»; la decisión más adaptativa será aquella que le reporte más beneficios y le exija menos costes.

El hecho de que la explicación teórica del conflicto motivacional propuesta por Lorenz y Tinbergen ya no se acepte no quiere decir que dispongamos de una explicación alternativa generalmente aceptada de este fenómeno. Esta es una de las áreas en las que existe más controversia dentro del estudio de las causas de la conducta. Vamos a ver algunas explicaciones alternativas.

Los mecanismos de desinhibición

La explicación clásica del conflicto motivacional hacía hincapié en la existencia de un desplazamiento de energía desde los sistemas relevantes activados en una situación (p. ej., los de ataque y huida) hacia sistemas totalmente irrelevantes (p. ej., atusamiento). La imposibilidad de expresarse provocada por el conflicto hacía que la energía «desbordada» terminase por activar endógenamente pautas no relacionadas con la situación. Sin embargo, desde muy pronto, distintos autores propusieron que tal vez las «actividades de desplazamiento» no fuesen en realidad irrelevantes. Iersel y Bol (1958) fueron los primeros en observar que una actividad de desplazamiento, como el atusamiento de plumas durante un conflicto entre gaviotines, era más probable que ocurriese si las plumas de los animales estaban mojadas por la lluvia, es decir, si había una estimulación externa relevante para esa pauta. Esta observación sugería una interpretación alternativa de las actividades de desplazamiento: tal vez, cuando unas pautas reciben prioridad sobre otras, su activación conlleva un proceso activo de inhibición de las pautas menos urgentes. Por ejemplo, en un conflicto con otro animal, atusarse las plumas mojadas es menos urgente que enfrentarse al contrincante. Sin embargo, si por algún motivo el equilibrio que se produce entre los sistemas de agresión y huida en el curso de un conflicto hace que baje su poder de inhibir esas otras actividades de menor motivación, estas, entonces, podrían alcanzar el umbral de ejecución, impulsadas, no por la energía «desbordada» de los sistemas en conflicto, sino por su propio impulso motivacional, que hasta entonces habría permanecido inhibido. Según esto, el atusamiento durante el conflicto se activaba por su *propia* motivación, cuando dejaba de estar *inhibido* por otras pautas de mayor prioridad (la lucha/huida).

En lugar de hablar de una transferencia de energía de un sistema a otro, lo que sucede, según esta interpretación, es que determinados sistemas, por su elevada prioridad, pueden inhibir a otros incompatibles. Por ejemplo, en el modelo de Baerends de la figura 4.3 (p. 68), los sistemas de nidificación y huida inhiben al sistema de aseo, cuyas acciones son incompatibles y de menor prioridad que las actividades controladas por aquellos. Cuando dos sistemas de prioridad elevada entran en conflicto (p. ej., cuando ante la aparición de un estímulo amenazante se activa el sistema de huida y este entra en conflicto con el de nidificación/incubación), entonces es posible que, al inhibirse mutuamente, el efecto inhibitorio que cada uno ejerce sobre el tercer sistema (aseo) se vea reducido, de modo que aparezcan pautas controladas por este último sistema (por ejemplo, «peinarse»). La observación de van Iersel y Bol sugería que el nivel de motivación de la pauta de atusamiento había aumentado con el agua depositada en las plumas, de manera que el sistema se desinhibía con mayor facilidad durante el conflicto. Lo importante es que el sistema de atusamiento estaba controlado por sus propias causas y los efectos

que tenía el conflicto eran de *inhibición* y *desinhibición,* no de activación por desbordamiento.

Competencia entre sistemas y distribución temporal

Durante los últimos años se han discutido distintos enfoques globales sobre el problema de la prioridad del comportamiento y las interacciones entre distintos sistemas de conducta. La confrontación principal suele ser entre modelos basados en la competencia entre sistemas y modelos basados en procesos de inhibición y desinhibición. Para examinar estas alternativas vamos a servirnos del enfoque de *espacio de estados* de McFarland que examinamos en la sección 4.1.3. (p. 67).

Como se recordará, este enfoque propone la existencia de espacios motivacionales internos que interactúan con espacios de indicios externos para determinar la conducta de los animales. Como puede observarse en la figura 6, lo que un animal hace en un momento dado es una función del denominado *espacio de candidatos,* en el cual se combinan las distintas *tendencias* creadas por los factores externos e internos, dando como resultado la realización de unas conductas determinadas. El espacio de candidatos representado en la figura 4.6 se refiere sólo al posible conflicto entre las tendencias de beber y comer. ¿Qué tipo de mecanismo es el que decide cuál de estas dos tendencias se impone sobre las demás?

Una respuesta sencilla, heredera del modelo clásico de conflicto entre sistemas motivacionales, sería decir que cada tendencia presenta al espacio de candidatos un valor *x* determinado, y que gana la tendencia cuyo valor es más elevado. En el punto *a* del espacio de candidatos de la figura 6, la tendencia de alimentarse es más fuerte que la de beber (obsérvese que en el espacio de candidatos ambas tendencias se representan en una misma escala; su valor se estima en una «moneda común»), y, por eso, la primera opción es la que se impone. Las tendencias de alimentarse y beber compiten por lo que McFarland ha llamado el *camino final común* de la conducta y, en este caso, la que se impone es la conducta de comer.

¿Qué sucede, sin embargo, cuando al cabo de un rato el animal ha ingerido ya una cierta cantidad de comida? Lógicamente, sus parámetros motivacionales internos se alteran, y esto hace que el animal pase a una posición nueva en el espacio causal correspondiente a la alimentación. Esto se refleja en un cambio correspondiente en el espacio de candidatos. El animal ahora ha pasado a la posición *b,* es decir, ha entrado en un estado en el que la tendencia cuya candidatura gana es la de beber. Si la selección de la conducta que va a realizarse estuviese gobernada simplemente por la competencia entre sistemas, el animal debería ponerse a beber tan pronto como la trayectoria desde el punto *a* al *b* traspasase la línea intermedia que separa los puntos en que gana cada tendencia. Ahora bien, la ingestión de agua provocaría de inmediato una modifica-

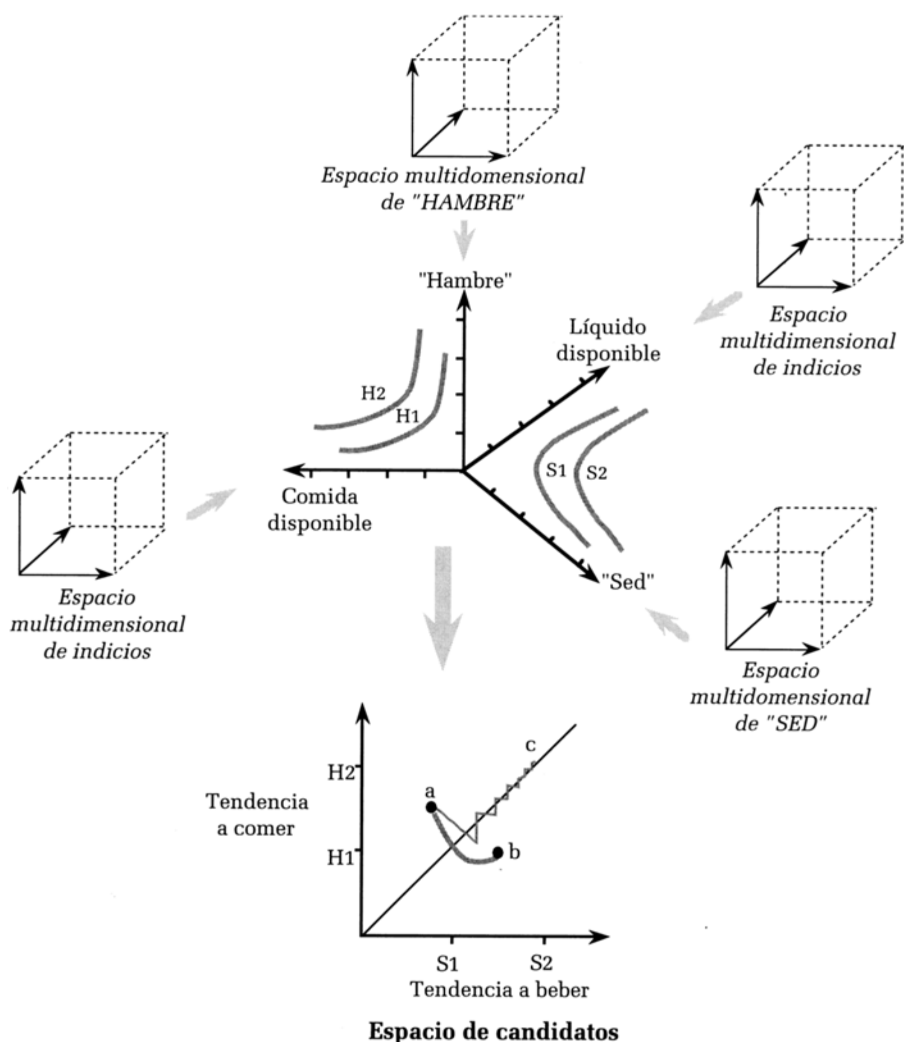


Figura 4.6.–El conflicto entre sistemas en un modelo de espacio de estados. Los sistemas en conflicto son el de alimentación y el de bebida. En la parte superior, aparece representado el espacio de factores causales de ambos sistemas, compuesto por sus respectivos espacios de causas internas y externas. En la parte inferior, aparece el espacio de candidatos. La trayectoria de *a* a *b* marca el paso de un estado en el que predomina la tendencia de comer a otro en que predomina la de beber. La trayectoria de *a* a *c* ilustra los cambios vertiginosos que se producirían entre una y otra actividad si el único factor del que dependiese el conflicto fuera la mera competencia directa entre sistemas (adaptado a partir de McFarland, 1985, 1989).

ción en los parámetros del espacio causal de la bebida, que se reflejaría en el espacio de candidatos con una trayectoria que traspasaría de nuevo la línea media haciendo cambiar al animal de actividad. Es fácil ver que un modelo basado en la simple competencia entre tendencias no tardaría

mucho en colapsarse, haciendo que el animal se embarcase en una serie interminable de vertiginosos cambios entre comer y beber o que se paralizase sin hacer ni una cosa ni otra, como el escolástico asno de Buridan.

En realidad, los animales no responden de inmediato a los cambios fisiológicos que produce la ingestión de comida y bebida. Parece que existe un *sistema de retroalimentación positiva* que hace que la ingestión de una u otra incremente a corto plazo la tendencia a seguir la ingesta, de manera que se garantiza un tiempo mínimo de actividad y se evita que el sistema se colapse. El empezar a consumir bebida hace que el animal sienta de inmediato «más ganas de beber» (recuérdese que esta es una expresión meramente metafórica), de manera que, aunque los parámetros fisiológicos cambien, la tendencia real del animal es continuar con la ingestión de agua durante un tiempo. Es decir, un modelo de la interacción entre sistemas de conducta basado en la mera competencia entre tendencias no es válido; como mínimo, debe incorporar una serie de mecanismos correctores que le permitan ir más allá de la «simple competencia».

McFarland (1989) señala, por otra parte, que un modelo simple de competencia corre el peligro de predecir que unas pocas tendencias de alta prioridad (como beber y comer) dominen indefinidamente a otras menos potentes que forman igualmente parte del repertorio del animal (p. ej., las conductas de aseo). En su opinión, un modelo que realmente quiera explicar la complejidad de la conducta debe combinar los principios de *competencia* con los principios de *inhibición* entre sistemas. Esto es lo que ocurre en el modelo de *distribución temporal* (*time-sharing*), propuesto por el propio McFarland (1974, 1985, 1989). Este modelo defiende que, en una situación de aparente competencia entre sistemas como la que hemos visto anteriormente entre la alimentación y la bebida, el sistema dominante no se limita a manifestarse, sino que además *inhibe* activamente las tendencias de los otros sistemas (bebida, aseo, etc.). La idea de McFarland es que, cuando el animal deja de comer y bebe durante algún tiempo, no es necesariamente porque la *tendencia* de beber haya excedido a la de comer, sino porque esta última está programada de tal modo que incluye huecos en su ejecución que permiten la realización de otras conductas. Cada cierto tiempo, el sistema de alimentación desinhibiría brevemente al de bebida, *permitiendo* que este se exprese durante un tiempo. Pasado este tiempo, el sistema de comida vuelve a inhibir al de bebida, y el animal se pone a comer de nuevo. El sistema alimenticio estaría endógenamente programado para «compartir» su tiempo con otros sistemas.

Según McFarland, la existencia de «actividades de desplazamiento» que parecen obedecer a mecanismos de desinhibición constituye un serio argumento a favor de este tipo de mecanismo y en contra de los mecanismos de competencia simple. Por ejemplo, en la figura 4.7 aparece la curva (en cantidades acumuladas) de la actividad de comer de unas palomas. En la parte izquierda de la figura, puede verse el perfil de alimentación

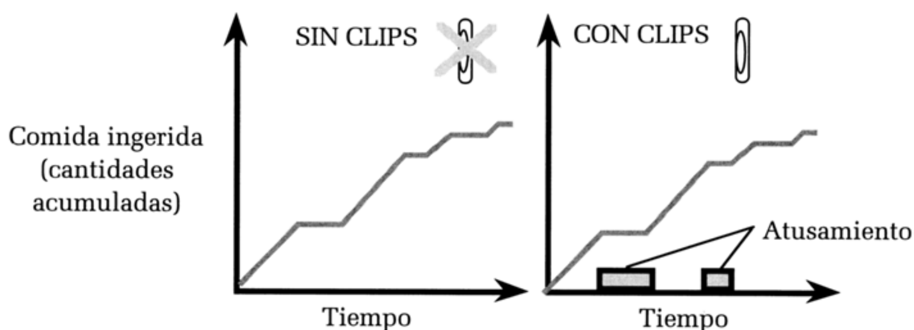


Figura 4.7.–La pauta de alternancia de actividad y pausas durante la conducta de ingestión de alimentos en la paloma no se ve afectada por la presencia de estímulos que activan el sistema motivacional de aseo (*clips* en las plumas; parte derecha de la figura). Sin embargo, en esta situación experimental, las palomas aprovechan las pausas alimenticias para atusarse las plumas. Este resultado se toma como demostración de la existencia de patrones endógenos de organización en actividades como la ingestión de comida (adaptado de McFarland, 1985).

de las palomas en una situación normal. En la parte derecha, aparece el perfil de alimentación cuando a las palomas se les han colocado *clips* en las plumas. Como puede apreciarse, las palomas con *clips* realizan pausas en la conducta de alimentarse, durante las cuales aparecen pautas de atusamiento. Sin embargo, las palomas sin *clips* realizan exactamente las mismas pausas, durante las cuales, dada la ausencia de estímulos apropiados, no realizan pautas de atusamiento. La aparición de «actividades de desplazamiento» no parece requerir, según la interpretación de McFarland, la presencia de un conflicto entre tendencias motivacionales. Determinadas conductas, como la alimentación, parecen inherentemente organizadas en secuencias de episodios con pausas durante las cuales aparecen conductas de menor prioridad. Cuando esto ocurre en una situación de conflicto, se produce lo que la etología clásica denominó «actividades de desplazamiento».

McFarland (1989) sugiere que un patrón de este tipo podría interpretarse como una adaptación muy útil para que los animales no queden totalmente inermes ante posibles predadores durante su alimentación. Interrumpir la alimentación les permitiría, por ejemplo, realizar actividades de vigilancia del entorno. Asimismo, estos ritmos endógenos ayudarían a evitar colapsos como los que, según hemos visto anteriormente, podría ocasionar un sistema simple de competencia entre sistemas.

No todos los autores están de acuerdo con esta interpretación y, como señala Colgan (1989), los datos en favor del modelo de «distribución temporal» no son siempre concluyentes. Sin embargo, un mérito de este enfoque es que permite integrar fácilmente los modelos de competencia e inhibición. Los sistemas motivacionales competirían por ser *dominantes*

y tomar el control de la conducta, lo cual les permitiría inhibir y desinhibir otros sistemas que en ese momento son *subdominantes,* ya sea por su propio ritmo o por el momento en que se encuentren dentro de su espacio causal.

Lo más probable es que los mecanismos que gobiernan el cambio de una conducta a otra puedan cambiar según la situación y los comportamientos de que se trate. Quizás algunas conductas interactúen de acuerdo con un sistema de competencia puro, mientras que otras podrían operar siguiendo los principios de «distribución temporal». El propio McFarland ha demostrado la sensibilidad de los animales a factores como la accesibilidad de un recurso a la hora de regular su «distribución temporal» de actividades. Así, en experimentos en que la tendencia de comer era dominante, cuando cambiar de actividad suponía un esfuerzo grande (por ejemplo, sortear una barrera para llegar a un depósito de agua), los animales interrumpían menos veces la ingesta de comida para beber (McFarland, 1985, 1989).

En resumen, como hemos visto, los modelos de motivación posteriores a los clásicos de Lorenz y Tinbergen son muy variados y, en ocasiones, carecen de la sencillez y elegancia de sus predecesores. Sin embargo, esto es consecuencia directa de las propiedades de la conducta animal que intentan explicar. Se está de acuerdo en que, como tan clarablemente resumían los modelos clásicos de motivación, la producción del comportamiento tiene que entenderse como resultado de la interacción entre factores internos y externos. También está claro que esta interacción es de naturaleza compleja y que los mecanismos responsables de ella han de ser más elaborados que los sugeridos por los modelos clásicos. Como señala Huntingford (1991), los modelos recientes de la causación de la conducta carecen de la claridad jerárquica de los modelos de Tinbergen; son más como redes de conexiones estimulatorias e inhibitorias, pero esto no es más que un reflejo de la propia complejidad del comportamiento que se intenta explicar. Hemos visto ejemplos de distintos intentos de captar aspectos de esta complejidad. Sin embargo, la etología carece aún de una teoría global y unitaria capaz de integrar estos aspectos.

4.3. La etología cognitiva

Como ya hemos comentado, el problema de la selección de actividades que hemos examinado en la sección anterior se considera, a veces, en analogía con las actividades humanas, como una cuestión de *toma de decisiones,* es decir, de evaluación de los pros y los contras de cada conducta para seleccionar la más conveniente para el organismo en un momento dado. Aunque la expresión *toma de decisiones* es fundamentalmente una metáfora funcional sin implicaciones sobre el mecanismo

responsable de su realización (*vid.*, por ejemplo, Manning y Dawkins, 1992), no deja de recordarnos que el proceso supone algún tipo de «conocimiento» o «evaluación de información» interna y externa (sobre estados fisiológicos, calidad del alimento, accesibilidad de los recursos, etc.). Los modelos que hemos examinado hasta ahora especificaban algunos de los procesos y mecanismos mediante los cuales los animales «toman sus decisiones». Sin embargo, eludían profundizar en algunos componentes de estos mecanismos. Por ejemplo, en los modelos de Toates sobre la conducta sexual y alimenticia de la rata (ver sección 4.1.1), aparecen constantes referencias a «mecanismos de decisión», «procesos de comparación» o «memoria», pero no se especifica nada sobre su naturaleza. McFarland (1985), para explicar el fenómeno de «distribución temporal», llega a hablar de cambios de «atención» en el animal, pero no explica en ningún momento en qué consiste ese proceso de «atención». Baerends y Kruijt (1973), en sus experimentos sobre la conducta de recuperar huevos, aislaban las características estimulares discriminadas por las gaviotas, pero no entraban en cuáles podían ser los mecanismos de análisis e integración de la información responsables de sus resultados.

Este tipo de procesos y mecanismos («atención», «percepción», «memoria», etc.) no ha sido tradicionalmente objeto de estudio de la etología, más inclinada a estudiar los componentes «motivacionales» en el sentido restringido del término que los «cognitivos». Los «procesos cognitivos» de los animales son estudiados experimentalmente por la disciplina denominada «cognición comparada», que puede considerarse heredera de la tradicional psicología comparada (Aguado, 1990). Sin embargo, un movimiento reciente dentro de la etología ha reivindicado la necesidad de estudiar este tipo de procesos también desde el punto de vista etológico. Este movimiento recibe el nombre de *etología cognitiva*.

El término «etología cognitiva» fue acuñado por Donald Griffin (1978). Este término puede entenderse, en realidad, en dos sentidos ligeramente distintos: Un primer sentido, que es el que coincide mejor con la definición original de Griffin (1978, 1991), entiende que la etología cognitiva debe ocuparse de estudiar la posible existencia de procesos mentales complejos en los animales, tales como la «conciencia», el «lenguaje», la «intencionalidad», o las representaciones abstractas del mundo. Según este punto de vista, el objetivo de la etología cognitiva sería averiguar hasta qué punto los animales tienen *experiencias mentales* semejantes a las del hombre y en qué medida éstas son variables importantes para explicar las causas de su conducta. Aunque este enfoque supone la recuperación de cuestiones cuyo estudio recomendaba el mismo Darwin (1871) en *El Origen del Hombre*, es visto con recelo por algunos etólogos que temen una relajación de la parsimonia y el rigor científico que tanto trabajo costó conquistar en el estudio de la conducta de los animales (*vid.*, por ejemplo, las críticas de Colgan, 1989, pp. 63-67). Un reto de la etología cognitiva,

en este primer sentido del término, es evitar el error de los primeros seguidores de Darwin en el ámbito de la psicología animal, es decir, evitar caer en el antropomorfismo y el anecdotismo acientíficos. Sin embargo, como señalan Bateson y Klopfer (1991), también hay que evitar caer en el peligro contrario al antropomorfismo, restringiendo y empobreciendo innecesariamente la investigación del comportamiento animal. El interés por las posibles «experiencias mentales» de los animales se ha visto acrecentado por la preocupación ética surgida en los últimos años sobre el sufrimiento animal y sus implicaciones para la regulación de su uso en la investigación (*vid.* capítulo 19 de este libro).

Sin embargo, la etología cognitiva también puede entenderse en un sentido más amplio que el de Griffin, como el estudio de esos procesos cognitivos (la memoria, la atención, la percepción, etc.) a los que de forma explícita o implícita muchos etólogos hacen referencia en sus modelos de los mecanismos de la conducta. La etología cognitiva, en este sentido más amplio, sería el estudio de los *mecanismos de procesamiento de la información* que generan la conducta, con independencia del grado de complejidad de estos y de su semejanza con los del ser humano. Por «procesamiento de información» se entiende los análisis y transformaciones que experimentan en el sistema nervioso los estímulos percibidos por el animal, desde su entrada a través de los órganos de los sentidos hasta su salida por los centros motores.

La actividad de procesamiento de información no tiene por qué ser consciente ni alcanzar el grado de complejidad humano. La consciencia, el pensamiento reflexivo, el lenguaje, son ejemplos de actividades de procesamiento de información que se dan típicamente en el ser humano; pero en cualquier sistema nervioso se da procesamiento de información. Por ejemplo, en un organismo tan «modesto» (en términos antropocentristas), como la rana se da claramente procesamiento de información. Recuérdese el experimento que contábamos en las pp. 58-59 del capítulo anterior a propósito de la conducta de huida de la rana (*Rana pipiens*). Ante la presencia de un objeto que se le acerca de forma amenazadora, la rana huye de un salto en una dirección de aproximadamente 135 grados respecto a la dirección de incidencia del objeto. Sin embargo, cuando colocamos obstáculos justo en esa dirección, la rana, lejos de precipitarse contra ellos, varía automáticamente la dirección de su salto. Esta conducta tan sencilla sólo puede ocurrir si el cerebro del animal es capaz de integrar la información procedente del objeto amenazador y del obstáculo y computarla para diseñar una dirección de salto adecuada. No es necesario que la rana se entregue a complejos cálculos conscientes sobre la dirección de los móviles y los ángulos de huida, pero su cerebro sí debe poseer algún sistema capaz de *procesar la información* relevante y generar la respuesta adecuada.

Algo parecido puede decirse respecto a la conducta de otras especies antropocéntricamente «modestas». Por ejemplo, Baerends y Kruijt (1973),

después de exponer los resultados de su estudio sobre la conducta de recuperación de huevos en la gaviota, que hemos mencionado repetidamente en este capítulo, aluden explícitamente a la necesidad de invocar algún tipo de sistema de procesamiento de información:

> «[Esto significa que] el *mecanismo de procesamiento de la información* responsable [de esta conducta]…, ha de calcular el valor de cada característica distinguiéndola independientemente de los valores de las demás características» (subrayado nuestro).

La etología cognitiva, en el sentido que estamos comentando aquí, implicaría, pues, la utilización de conceptos y procedimientos desarrollados por la ciencia cognitiva[1] para intentar comprender los mecanismos que operan en el sistema nervioso de los animales. Problemas como el de la interacción entre sistemas motivacionales pueden entenderse como problemas de procesamiento de información y toma de decisiones (ya hemos visto que, de hecho, este último término se ha adoptado para referirse de forma metafórica al problema).

Adoptar un enfoque cognitivo puede ayudar también a replantear algunos problemas clásicos de la etología. Por ejemplo, en un trabajo reciente Guilford y Dawkins (1991) han abordado el problema de la ritualización de las señales comunicativas (véase capítulo 12 de este libro) desde lo que denominan el punto de vista de la «psicología del receptor». Su tesis es que las transformaciones que experimentan las señales comunicativas a lo largo de su evolución pueden considerarse adaptaciones a los mecanismos de procesamiento de información de que disponen los animales que reciben las señales. Estas tenderán a adoptar formas óptimas para las capacidades de atención, percepción, memoria, etc. de sus receptores.

Aunque esta segunda interpretación de la etología cognitiva no es la que se le dio originalmente, ha empezado a abrirse camino poco a poco entre algunos etólogos. Por ejemplo, en un reciente libro de homenaje al creador del término, Donald Griffin (Ristau, 1991), algunos autores hablan de la necesidad de «redefinir» este campo en el sentido que acabamos de comentar (Yoerg y Kamil, 1991). Esta segunda acepción del término tiene la ventaja de que engloba a la primera, ya que fenómenos como la «intencionalidad» o el «razonamiento» no son más que formas especialmente complejas de procesamiento de información, que se describen típicamente en la especie humana. Nada impide abordar dentro del marco de la etología cognitiva, entendida en el segundo sentido, todos los fenómenos que abordan los defensores del primer sentido.

---

[1] La *ciencia cognitiva* es un conjunto de disciplinas, como la inteligencia artificial, la psicología cognitiva o la filosofía de la mente, que estudian los fenómenos del conocimiento en sentido amplio. El *conocimiento,* en sentido amplio, es la representación y procesamiento de información en sistemas naturales (p. ej., el cerebro de un animal) o artificiales (p. ej., un ordenador).

Sin embargo, la mayoría de los estudios emprendidos en el marco de la etología cognitiva hacen referencia a procesos complejos de procesamiento de la información, como la intencionalidad, la inteligencia, la conciencia o, incluso, el lenguaje. Para ilustrar este enfoque vamos a ocuparnos brevemente del problema de la inteligencia en los animales.

4.3.1. La inteligencia animal: el uso de instrumentos en el chimpancé

El concepto de «inteligencia» es un constructo semejante al de «hambre» o «sed» que se utiliza para referirse a la capacidad que poseerían algunos animales de generar conductas nuevas, no presentes hasta ese momento en su repertorio, para adaptarse a situaciones nuevas (no previstas genéticamente) del entorno. El uso de un término como el de «inteligencia» para referirse a un proceso inobservable tiene la misma justificación que el uso del término «motivación», a saber, la existencia de fenómenos comportamentales que no podrían explicarse sin la existencia de procesos internos.

Normalmente, no consideraríanos como inteligente una conducta refleja, enteramente controlada por un contexto específico. Por ejemplo, la conducta de recuperación de huevos de la gaviota o la conducta de huida de la rana, no suelen considerarse inteligentes porque, aunque las configuraciones estimulares de las que dependen son complejas y, sin duda, entrañan, como hemos visto, algún tipo de procesamiento interno de información, su forma y condiciones de despliegue parecen constituir adaptaciones esencialmente filogenéticas, con escaso margen de variación para adaptarse a condiciones imprevistas. Suele invocarse la existencia de inteligencia cuando el animal es capaz de generar conductas nuevas, no presentes en su repertorio filogenético, para adaptarse a una situación.

Un ejemplo clásico de conducta inteligente en los animales es el uso de instrumentos en el chimpancé (*Pan troglodytes*). Estos animales usan, e incluso fabrican, instrumentos para explotar recursos alimenticios de su entorno. Por ejemplo, emplean ramas delgadas o tallos gruesos de hojas para extraer termitas de sus nidos y consumirlas. También pueden emplear piedras o grandes pedazos de madera como «martillos» para abrir frutos protegidos por cáscaras de gran dureza. Sin embargo, el hecho de utilizar objetos para manipular el ambiente no es, en sí, lo que hace que estas conductas se consideren inteligentes. Al fin y al cabo, la utilización de instrumentos se da también en otros animales filogenéticamente más lejanos al hombre. Por ejemplo, el pinzón carpintero (*Castospizza pallida*) de las islas Galápagos es capaz de usar delgadas estacas manejadas con el pico para extraer y consumir insectos de las cavidades de los árboles. El alimoche (*Neophron percnopterus*), a su vez, utiliza piedras que arroja con el pico para romper y consumir los huevos de otras aves.

Pero en estos animales la conducta instrumental parece una adaptación filogenética a situaciones muy específicas y presenta un grado bastante elevado de estereotipia, como sucedía con las respuestas de recuperación de huevos de la gaviota o de evitación de obstáculos en la rana (véase, no obstante, Beck, 1980). El pinzón siempre usa estacas para lo mismo, y el alimoche siempre usa piedras con el mismo fin y en los mismos contextos. El uso de instrumentos en estos animales parece producto de una adaptación muy específica. La inteligencia, en cambio, se define como la capacidad de adaptarse a situaciones nuevas (p. ej., Piaget, 1936) para las que no existen conductas filogenéticamente preformadas. La inteligencia es una especie de «adaptación a adaptarse». Hay indicios de que el uso de instrumentos en los chimpancés es inteligente en este sentido.

Cada subespecie del chimpancé común (*Pan troglodytes*), que habita en zonas distintas de África, utiliza típicamente una clase distinta de herramienta: unos usan tallos y hojas (*P. t. schweinfurthi*); otros, piedras (*P. t. verus*); y otros, palos y bastones (*P. t. troglodytes*) (Sabater Pi, 1978). Sin embargo, los chimpancés observados en cautividad, con independencia de cuál sea su subespecie, pueden mostrar cualquiera de estas conductas si las condiciones ambientales lo requieren. Un ejemplar de *P. t. troglodytes* puede mostrar conductas de uso de piedras para machacar si el ambiente le ofrece esta oportunidad. Cualquier subespecie de chimpancé es capaz de aprender a usar palos para obtener alimentos (u otros objetos de interés) manipulándolos de maneras muy distintas: arrastrando el objeto en cuestión, pinchándolo, «pescándolo», etc. A esto hay que añadir el hecho de que los chimpancés pueden modificar las herramientas haciéndolas más adecuadas a la situación: pueden limpiar una rama de hojas, pelar el tallo de una hoja o ensamblar dos palos cortos para formar uno largo.

De hecho, en cautividad, los chimpancés se han mostrado capaces de emplear instrumentos de maneras totalmente nuevas, que no forman parte de los repertorios conocidos en estado salvaje, pero constituyen adaptaciones a problemas que sí encuentran en su entorno cautivo. El conocido uso de cajas apiladas unas sobre otras para alcanzar fruta colgada, descrito por Köhler (1921), constituye un buen ejemplo.

Todo esto indica que las especializaciones mostradas en estado salvaje por los chimpancés no son adaptaciones filogenéticas a condiciones ambientales específicas (como sucedía con el pinzón y el alimoche), sino adaptaciones ontogenéticas a esos entornos. Lo que los chimpancés han desarrollado filogenéticamente es una capacidad general de usar instrumentos que puede dar lugar a conductas especializadas en función de los recursos específicos a que tengan que hacer frente en su ambiente. Es decir, los chimpancés están adaptados a *aprender* distintas formas de utilización de instrumentos según el ambiente en que tengan que desenvolverse.

¿Ahora bien, qué mecanismos son responsables de este aprendizaje y en qué se diferencian de los que controlan las conductas instrumentales no inteligentes de otras especies? Esta cuestión ha dado lugar a encendidos debates entre los partidarios de explicar conductas como las que acabamos de ver en los chimpancés a partir de sencillos mecanismos de aprendizaje por ensayo y error y reforzamiento, y los partidarios de atribuir a los animales algún grado de «inteligencia». El problema estriba en qué tipo de inteligencia puede atribuirse a los animales.

4.3.2. La inteligencia sensoriomotriz según Piaget

Algunos investigadores del comportamiento animal creen que una manera de resolver dilemas como el anterior consiste en adoptar una perspectiva teórica más amplia sobre la naturaleza del aprendizaje y la ontogénesis de la conducta. Esta perspectiva puede ser, por ejemplo, la teoría del biólogo y psicólogo suizo Jean Piaget. Piaget estudió en gran detalle, y partiendo de una perspectiva biológica, el desarrollo del niño pequeño en la especie humana. Su objetivo era comprender cómo ocurre la ontogénesis de la inteligencia humana. Por *inteligencia* Piaget entendía la capacidad de generar conductas no «innatas» adaptadas a situaciones nuevas del entorno. En su opinión, la inteligencia debe considerarse como una adaptación biológica, o, más exactamente, como una especie de prolongación en la conducta de las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de los organismos. Durante sus dos primeros años de vida, el niño humano carece de lenguaje y otras capacidades simbólicas y, por lo tanto, su inteligencia no puede estar basada en los procesos de pensamiento abstracto que parecen usar los adultos. Sus observaciones sobre niños pequeños le llevaron a formular el concepto de *inteligencia sensoriomotriz*, es decir, una inteligencia práctica, basada en la coordinación de acciones y percepciones, en lugar de en el pensamiento simbólico o el razonamiento lingüístico.

Su teoría establece que los niños humanos atraviesan por una serie de estadios durante sus dos primeros años de vida, que les llevan desde la mera producción de conductas *reflejas* (producto de adaptaciones filogenéticas de la especie humana) hasta la capacidad de generar conductas nuevas para adaptarse a situaciones nuevas (ver fig. 4.8).

Lo importante de esta teoría, basada en minuciosas observaciones y descripciones de la conducta de bebés humanos en la mejor tradición naturalista[2], es que integra las distintas formas de aprendizaje que otros

[2] Piaget se había formado como biólogo y, antes de dedicarse al estudio del desarrollo psicológico humano, había realizado investigaciones de malecología. Es interesante resaltar que el propio Darwin había realizado observaciones sobre el desarrollo de uno de sus hijos semejantes a las que después efectuaría Piaget. Estas fueron publicadas en un artículo y utilizadas también en su libro sobre las emociones (Darwin, 1872, 1877).

LAS ETAPAS DEL DESARROLLO SENSORIOMOTOR SEGÚN PIAGET: ONTOGÉNESIS DE LOS MECANISMOS DE LA INTELIGENCIA PRÁCTICA	
Estadio I 0-1 meses	**Reflejos:** Formas de conducta innatas basadas en adaptaciones filogenóticas. Pueden compararse *grosso modo* a las pautas de acción modales de la etología. Ej.: reflejo de succión y deglución de los alimentos.
Estadio II 1-4 meses	**Reacciones circulares primarias.** A partir de las pautas innatas anteriores se forman algunas conductas nuevas muy simples adaptadas a aspectos concretos del entorno. Ej.: a partir del reflejo de succión se diferencian pautas distintas para chupar objetos no nutritivos, como un chupete, y objetos nutritivos, como el pecho materno.
Estadio III 4-8 meses	**Reacciones circulares secundarias.** El organismo es capaz de repetir acciones que por azar han provocado un resultado interesante en el medio. Estas acciones o «esquemas» pasan a aformar parte del repertorio conductual del organismo. Corresponde *grosso modo* al mecanismo de aprendizaje operante por ensayo y error. Ej.: el niño aprende a golpear una pelota para que eche a rodar.
Estadio IV 8-12 meses	**Coordinación de esquemas secundarios. Acciones intencionales (medios afines).** Las pautas desarrolladas mediante el mecanismo del estadio anterior pueden combinarse en estructuras medios-fines; p. ej.: el niño es capaz de usar la acción de apartar a un lado el trapo que cubre un objeto para poder cogerlo.
Estadio V 12-18 meses	**Reacciones circulares terciarias. Uso de instrumentos con tanteo.** Se desarrollan acciones nuevas para adaptarse a situaciones nuevas, pero sólo modificando por tanteo acciones conocidas. Ej.: el niño desarrolla el esquema de atraer un objeto con un palo efectuando tanteos progresivos.
Estadio VI 18-24 meses	**Invención de medios nuevos por combinación mental.** Se desarrollan acciones nuevas para adaptarse a situaciones nuevas sin necesidad de tantear, mediante algún proceso de representación mental. Ej.: las denomindas conductas de *insight,* en las que un niño es capaz de «imaginar» cómo atraer el objeto con el palo sin necesidad de efectuar tanteos previos.

Figura 4.8.–Los estadios de desarrollo de la inteligencia práctica o sensoriomotriz según Piaget. Cada estadio hace referencia a un mecanismo diferente de inteligencia, entendida como la capacidad de generar conductas adaptativas a situaciones nuevas. El primer estadio supone un nivel de inteligencia «cero», ya que las situaciones para las que resultan adaptativas las conductas innatas no son filogenéticameote nuevas. Piaget consideraba la inteligencia como una prolongación de las adaptaciones morfológicas y orgánicas. En ese sentido, los distintos mecanismos de inteligencia deben considerarse como formas de adaptación al medio progresivamente más complejas, aunque los mecanismos de un estadio no sustituyen necesariamente a los de estadios anteriores. Por ejemplo, un organismo capaz de resolver problemas por tanteo mental (estadio 6), sigue siendo capaz sin embargo de aprender acciones que han sido efectivas al azar (estadio 3). Piaget desarrolla este esquema para explicar el desarrollo de los bebés humanos, pero es posible aplicarlo al análisis de la conducta animal. Véase el texto para más explicaciones.

autores han identificado por separado. Así, durante el primer estadio, los niños presentan un repertorio de meras conductas reflejas preadaptadas a situaciones ambientales típicas de la especie humana (esto corresponde-

ría a un nivel «cero» de inteligencia y podría identificarse, salvando las distancias, con las pautas «instintivas» de la etología clásica). En cambio, en el estadio 3, los niños son capaces de incorporar a su repertorio acciones nuevas que han provocado consecuencias adaptativas de forma fortuita; es decir, son capaces de aprender «por ensayo y error» o, según la terminologia de los psicólogos skinnerianos, de forma «operante». En el estadio *4,* son capaces de combinar las acciones descubiertas al azar para formar conductas más elaboradas, que presentan una estructura de medios-fines (una conducta que ya puede llamarse «inteligente»). En el estadio cinco, un niño es capaz de modificar una conducta de su repertorio por tanteo dirigido a una meta, es decir, es capaz de desarrollar pautas de conducta nuevas a partir de pautas de su repertorio sin que esto ocurra al azar. En el estadio 6, es capaz de producir pautas nuevas sin necesidad de tanteo (lo que comúnmente se conoce con el nombre de «insight» o descubrimiento súbito de la solución de un problema).

Esta teoría, por consiguiente, considera las distintas formas de aprendizaje como formas progresivamente más elaboradas de adaptación ontogenética (o «inteligencia») y permite integrar en un mismo marco fenómenos que otros autores han considerado contradictorios o producto de capacidades radicalmente distintas.

Según esta teoría, el aprendizaje de conductas nuevas puede producirse mediante distintos mecanismos. Algunos investigadores han propuesto que distintas especies podrían manifestar sólo algunos de estos mecanismos. Por ejemplo, los pinzones y los alimoches, en su conducta de uso de instrumentos, presumiblemente permanecerían en el nivel 1: sus acciones serían pautas de acción esencialmente innatas. En cambio, primates como los monos capuchinos (*Cebus apella*), en los que también se dan conductas de uso de instrumentos parecidas a las de los chimpancés, pero menos flexibles (Visalberghi, 1990), probablemente permanezcan en los niveles 3 y 4 de inteligencia sensoriomotriz; mientras que los chimpancés parecen actuar dentro del nivel 5, e incluso 6.

La ventaja de llegar a alcanzar un nivel superior de inteligencia sensoriomotriz es que permite generar una variedad mayor de conductas en función de un abanico de situaciones ambientales muy amplio. Se ha sugerido que la presión selectiva que hizo aparecer estos mecanismos de inteligencia manipulativa fue la posibilidad de acceder a recursos alimenticios escondidos, como termitas en sus nidos, frutos protegidos por cáscaras de gran dureza, raíces enterradas, agua situada en el interior del hueco de un árbol, etc. Organismos como los chimpancés aumentaron sus posibilidades de supervivencia al desarrollar un mecanismo general de uso de instrumentos que no dependía de un recurso concreto. Se ha propuesto que una línea de desarrollo similar debió de ser seguida por los homínidos que acabaron dando lugar a la especie humana con su elevado nivel de inteligencia.

Este es un ejemplo de una aportación procedente del enfoque cognitivo de la conducta que puede ayudarnos a enfocar de forma más precisa el siempre espinoso problema de la inteligencia y el aprendizaje animal. La teoría de Piaget, o versiones modificadas de ella[3], se ha aplicado al estudio no sólo de la inteligencia de los primates (*vid.*, por ejemplo, Parker y Gibson, 1990) sino también de la inteligencia de otros animales (véase la revisión de Doré y Dumas, 1987).

En resumen, la etología cognitiva, entendida como la aplicación de principios y conceptos procedentes de las ciencias cognitivas al problema de la causación de la conducta animal, puede proporcionar interesantes aportaciones a nuestra comprensión de la complejidad del comportamiento en los animales. Aunque este enfoque parece especialmente útil en el estudio de conductas complejas, no tiene por qué limitarse a ellas y, de hecho, muchos modelos motivacionales vistos anteriormente incorporaban elementos cognitivos (memoria, atención, percepción, toma de decisiones…). Sin embargo, en el estudio de conductas complejas, especialmente en aquellas más semejantes a las que la ciencia cognitiva estudia en el ser humano, es importante ser cautos para no caer en la trampa del antropomorfismo. Por otra parte, hay que evitar caer en la trampa opuesta, la de considerar los mecanismos causales del ser humano como radicalmente distintos de los de los animales.

4.4. Resumen

El estudio de la causación del comportamiento es, sin duda, uno de los cuatro porqués tinbergenianos en que menos consenso y más variedad de enfoques y conceptos existe. Ello se debe en parte a la naturaleza inevitablemente interdisciplinar de los fenómenos que intenta estudiar y, en parte, a la ausencia de una alternativa claramente etológica a los enfoques fisiológicos o psicológicos en el tema específico de la causación.

Los modelos genuinamente etológicos de Lorenz y Tinbergen se consideran superados en la actualidad, no porque se tratase de malos modelos científicos, sino porque la lógica de la ciencia hace que los modelos con éxito sirvan de base para realizar nuevas investigaciones que, inevitablemente, acaban exigiendo la creación de modelos nuevos que los sustituyan. Pero, como hemos visto, los clásicos modelos hidráulicos y jerárquicos

[3] Las modificaciones más importantes que ha sufrido la teoría de la inteligencia sensoriomotriz de Piaget hacen referencia a las capacidades innatas propias del primer estadio. Piaget creía que en el ser humano estas eran mínimas. La mayoría de los investigadores defiende en la actualidad que el patrimonio genético de conductas innatas en el ser humano es mucho más rico. Mehler y Dupoux (1990) defienden este punto de vista y lo ponen en relación con algunos conceptos de la etología.

no han encontrado aún un sustituto que haya obtenido aceptación general. Reflejando esa vocación interdisciplinar a que se refieren Bateson y Klopfer (1989), la etología actual ha explorado diversas posibilidades alternativas: modelos basados en la teoría del control, modelos de espacio de estados, modelos de inhibición y desinhibición, modelos cognitivos, modelos fisiológicos… En lo que sí existe consenso general es en que la conducta de los animales es el resultado de la interacción entre factores externos e internos, y que esta interacción es un proceso sumamente complejo incluso en especies aparentemente sencillas.

Quizá este hecho, la evidencia de que los mecanismos subyacentes han de ser complejos, sea en parte responsable del relativo descuido que los mecanismos causales de la conducta han sufrido como objeto de estudio de la etología durante las dos últimas décadas. El porqué causal ha pasado a ser uno de los que menos investigaciones han generado en los últimos años (Huntingford, 1991). Este hecho se ha considerado preocupante por muchos investigadores porque, como recuerdan Bateson y Klopfer (1989) en la introducción a un reciente volumen de la serie *Perspectives in Ethology,* la etología es el estudio de los cuatro porqués; la explicación del comportamiento sólo puede alcanzarse de manera satisfactoria estudiando e integrando estos cuatro aspectos (véase Bateson, 1992, para una perspectiva optimista sobre las posibilidades de integración en la década de los 90). Por usar la metáfora de Manan. Dawkins (1989), la etología es un animal de cuatro patas que, para avanzar, necesita mover de forma coordinada sus cuatro extremidades. Si una de ellas se queda inmóvil, corre el peligro de moverse reiteradamente en círculo en torno a un mismo punto.

Capítulo 5

La ontogenia del comportamiento y sus mecanismos

FERNANDO COLMENARES Y JUAN CARLOS GÓMEZ

5.1. Introducción

5.1.1. La ontogenia del comportamiento: definición del problema

Desde el instante mismo de su concepción hasta su muerte, es decir,durante la totalidad de su *trayectoria de vida* (que comprende una *etapa prenatal* y otra *postnatal,* subdividiéndose ésta última a su vez en un *período de inmadurez* y otro de *madurez sexual*), todo organismo experimenta cambios. Esta es una propiedad básica y característica de todos los seres vivos. Los cambios pueden afectar a cualquiera de los múltiples *niveles de organización* de un organismo (tanto observables como inferidos). A continuación describiremos varios ejemplos de *cambios ontogenéticos* que ocurren en algunos de estos niveles de organización, con un triple objetivo. En primer lugar, ilustrar la magnitud del *fenómeno de cambio ontogenético a nivel empírico;* en segundo lugar, hacer hincapié en la importancia que tiene el reconocimiento explícito y formal de la existencia de *diferentes tipos de explicaciones* (p. ej., causales y funcionales) y de *diferentes niveles de análisis* (p. ej., etológico, psicológico y neurobiológico) para su interpretación y explicación; y, en tercer lugar, enfatizar la conveniencia de *integrar* tanto la información obtenida en cada nivel de análisis como los tipos de explicación, con el fin de obtener una visión *macroscópica* y una comprensión *holista* y *sintética* del fenómeno estudiado. Esto nos ayudará a introducir, en los siguientes apartados de esta sección, las características del enfoque etológico, que es la aproximación teórica adoptada en este capítulo.

Durante el proceso de diferenciación sexual de los mamíferos que, por regla general, tiene lugar durante un período de tiempo restringido de la

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 93-117. 1994.

etapa prenatal, las gónadas indiferenciadas del feto macho secretan una hormona esteroidea, el andrógeno conocido con el nombre de testosterona. Transcurrido este breve período, denominado *período crítico* para la diferenciación del fenotipo sexual, el tejido gonadal entra en una fase de quiescencia durante la cual deja de mostrar este «comportamiento» fisiológico. Su reactivación tendrá lugar en la etapa postnatal conocida como pubertad, cuando el individuo alcanza la madurez sexual. A partir de ese momento, las gónadas de los machos volverán a secretar testosterona siguiendo pautas de comportamiento fisiológico que son características de cada especie. Estos cambios a **nivel fisiológico** se explican haciendo referencia a dos *mecanismos* de actuación de las hormonas. Durante un *período crítico* de la fase de diferenciación, las hormonas gonadales «organizan» el fenotipo sexual del embrión; y, en la fase de la pubertad, así como durante la etapa adulta, las hormonas «activan» un conjunto de procesos que son específicos de cada fenotipo sexual previamente diferenciado (Yahr, 1988; Breedlove, 1992; Drickamer y Vessey, 1992).

Uno de los cambios más obvios que tiene lugar durante la ontogenia de un individuo es el que se produce a **nivel morfológico**. Una de las propiedades más características del desarrollo ontogenético es la del crecimiento (un cambio cuantitativo), es decir, el proceso de división celular que produce un aumento de tamaño de las estructuras orgánicas (i. e., tejidos, órganos, aparatos, etc.) de que consta un ser vivo en las distintas etapas de su trayectoria vital. Sin embargo, el desarrollo no sólo implica división y proliferación, como sugerían las teorías preformacionistas del siglo XVIII, sino también diferenciación y especialización, como sostienen las diversas concepciones epigenéticas actuales (p. ej., Gottlieb, 1976, 1991a; Oppenheim, 1982; Oyama, 1982). La existencia de diferenciación (un cambio cualitativo) implica que, en distintas etapas de la ontogenia, un organismo puede poseer o carecer de ciertas estructuras orgánicas. Estas estructuras pueden ser internas y/o externas, y no solamente determinan su apariencia morfológica sino también la fisiología de sus funciones vitales. La clase de los anfibios nos proporciona un ejemplo muy ilustrativo de la magnitud de este fenómeno. El grupo de los anuros (anfibios que carecen de apéndice caudal en la etapa adulta), constituido por las distintas especies de ranas y de sapos, se caracteriza porque los individuos sufren un proceso de metamorfosis durante su ontogenia que afecta profundamente a su morfología y a su fisiología. Por ejemplo, el desarrollo de la larva comprende tres fases denominadas: premetamorfosis, prometamorfosis y clímax metamórfico. Durante la premetamorfosis, los renacuajos aumentan de tamaño pero apenas experimentan ningún cambio en su morfología; en la etapa de prometamorfosis aparecen las extremidades posteriores y el crecimiento continúa, aunque a un ritmo más lento; finalmente, cuando se alcanza la etapa de clímax, las extremidades anteriores emergen y el apéndice caudal sufre una regresión (Pough *et al.,* 1990). Todos estos cam-

bios que ocurren dentro de la fase larval de los anfibios anuros alteran profundamente las características morfológicas externamente visibles del individuo durante el curso de su ontogenia. No obstante, no hay que olvidar que dichos cambios morfológicos también llevan aparejados cambios en la fisiología de ciertas funciones vitales. Por ejemplo, el cambio de un régimen de vida exclusivamente acuático a otro en el que comienza a explotarse el medio terrestre es posible por las modificaciones que ocurren a nivel de la fisiología de la función respiratoria. Así, a medida que se avanza hacia la etapa adulta se va produciendo una degeneración de los arcos branquiales (adaptados para la respiración acuática) y un desarrollo concomitante de los pulmones (adaptados para la respiración aérea). Estos cambios en la fisiología y en las estructuras implicadas en la función respiratoria de los anuros en distintos estadios de su *historia ontogenética* guardan cierta similitud con cambios similares ocurridos durante la *historia filogenética* de los Vertebrados, cuando algunos grupos zoológicos abandonaron el medio acuático y conquistaron el medio terrestre (Withers, 1992; Pough *et al.*, 1990). Otro ejemplo espectacular de cambio ontogenético abrupto en la relación estructura/función ocurre en los mamíferos placentados (i. e., euterios) durante la transición de la etapa prenatal a la etapa postnatal. Así, la función respiratoria que está soportada por la placenta en la fase prenatal pasa a ser desempeñada por una estructura completamente diferente, los pulmones, durante la vida postnatal (p. ej., Eisenberg, 1981; Pough *et al.,* 1990). En ambos ejemplos se puede hablar de una emancipación, durante la ontogenia, de la función (i. e., la respiración) del *mecanismo* o estructura que se encarga de realizarla (i. e., las branquias o la placenta frente a los pulmones, respectivamente). En otras palabras, durante la ontogenia, la función exhibe *continuidad* y el mecanismo *discontinuidad.*

Hasta ahora sólo hemos hablado de cambios ontogenéticos en estructuras morfológicas y en pautas de funcionamiento fisiológico. Sin embargo, el comportamiento es quizá el fenotipo que exhibe una mayor capacidad de cambio, de *plasticidad,* durante la ontogenia, especialmente en las especies más avanzadas. El desarrollo del comportamiento no comienza en la fase postnatal, es decir, después de la eclosión (en las aves) o del nacimiento (en los mamíferos), sino que se inicia durante la fase prenatal (p. ej., Oppenheim, 1974; A. Bekoff, 1981; Oppenheim y Haverkamp, 1986; Hall y Oppenheim, 1987; Smotherman y Robinson, 1988). Una característica del comportamiento de los embriones de todas la aves y mamíferos que se han estudiado es que, tras una fase inicial de quiescencia, el embrión comienza a mostrar **actividad motora**. Al quinto día del desarrollo en el interior del huevo, la actividad del embrión de pollo ocupa un 15% del tiempo, realizando de tres a cuatro movimientos por minuto. Hacia el duodécimo día de desarrollo prenatal la actividad ha alcanzado un valor del 75-80% del tiempo, con una frecuencia de 21 a 22 movimientos por

minuto. Finalmente, la actividad motora comienza a descender a medida que se acerca la fecha de la eclosión (día vigésimo primero) (A. Bekoff, 1981). Oppenheim (1974) ha descrito tres fases en la etapa prenatal del pollo doméstico definidas por la existencia de distintas pautas de comportamiento motor espontáneo denominadas conductas de tipo I, de tipo II y de tipo III. Las conductas de tipo I y II son muy similares; son de naturaleza espasmódica y convulsiva, y se caracterizan por la ausencia de coordinación entre los movimientos de las diferentes partes del cuerpo. En comparación, la motilidad embriónica de tipo III consiste en la ejecución de movimientos coordinados y aparentemente dirigidos hacia una meta. Así, las alas, las patas y la cabeza se mueven de forma organizada. Una de las *funciones* principales de las conducta motoras de tipo III es lograr con éxito la eclosión (Oppenheim, 1974; A. Bekoff, 1981). En otras palabras, las pautas motoras que exhibe el embrión en esa etapa de su ontogenia parece que proporcionan *beneficios adaptativos* inmediatos, independientemente de que, además, puedan conferir otras ventajas al individuo a más largo plazo, por ejemplo, en la etapa adulta. Algunos autores denominan a estas pautas presentes y ya funcionales en la etapa inmadura, «adaptaciones ontogenéticas» (p. ej., Hall y Williams, 1983; Hall y Oppenheim, 1987).

¿Existe alguna relación entre estos tres tipos de conductas motoras prenatales? La respuesta es que, aunque a nivel motor las conductas de tipo I y II difieren de las de tipo III, el circuito neural que controla cada uno de estos tipos de conductas es el mismo (A. Bekoff, 1981). Es decir, aunque existe *discontinuidad* ontogenética en las pautas de motilidad del embrión, la maquinaria o *mecanismo* neural que ejerce el control sobre la ejecución de dichas pautas muestra *continuidad*. ¿Existe alguna relación entre las pautas de conducta prenatal y las pautas de conducta postnatal? En el embrión de pollo, la motilidad espontánea de tipo III aparece por primera vez hacia el día decimoséptimo, cuando el embrión se está colocando en la posición que precede a la eclosión. En los embriones de mamífero, en los que las conductas de tipo III no son tan fácilmente reconocibles, se considera que dichas conductas constituyen antecedentes prenatales de la conducta postnatal de caminar (A. Bekoff, 1981). En efecto, las conductas de motilidad prenatal que se acaban de mencionar comparten ciertas características con la conducta de juego que exhiben los individuos de las especies endotermas durante la fase postnatal de inmadurez, en particular su carácter espontáneo (ejecución en ausencia de estimulación). M. Bekoff y Byers (1981, 1985) han sugerido que una de las *funciones* filogenéticamente más primitivas de la actividad motora prenatal y postnatal (juego) podría ser la facilitación del desarrollo neuromuscular. Esta función sería especialmente importante en especies endotermas (i. e., aves y mamíferos) porque son las que poseen un sistema muscular y esquelético más moldeable por el uso. Estos ejemplos ponen

de relieve la existencia de *continuidad* prenatal y postnatal en las pautas de **comportamiento motor** (ver también Oppenheim y Haverkamp, 1986; Hall y Oppenheim, 1987).

Las larvas de muchos insectos y los individuos inmaduros de otras especies tienden a desarrollar estructuras morfológicas y comportamientos que les permiten competir con mayor éxito en las condiciones inmediatas donde se desarrollan. Por ejemplo, en algunos Himenópteros que son parásitos, como la avispa *Collyria calcitrator*, las larvas pasan por un estadio en el que desarrollan una cabeza esclerotizada y grandes mandíbulas. Estas estructuras son empleadas para matar y alimentarse de otras larvas de la misma especie con las que compiten por el mismo hospedador. Ejemplos similares, en los que las etapas inmaduras de un individuo se caracterizan por la exhibición de **comportamientos agresivos** cuya *función* parece ser el establecimiento de territorios y la expulsión o eliminación de competidores de la misma especie, se han descrito en otros insectos, en peces y en reptiles (p. ej., Archer, 1988). La interpretación de la *función biológica* de esta aparición temprana de conductas agresivas se ha articulado dentro de la teoría de las estrategias del ciclo vital (p. ej., Daly y Wilson, 1983). Las especies que explotan ambientes ecológicos impredecibles y muy fluctuantes tienden a exhibir una constelación de «estrategias» análogas de tipo morfológico, fisiológico, reproductivo y comportamental, denominadas «estrategias de la r», para maximizar su éxito biológico en dichos ambientes (ver Colmenares y Gómez, este volumen, capítulo 5, tabla 1; ver también Colmenares, 1995b, capítulo 7). Entre estas estrategias favorecidas bajo un régimen de «selección r» se encontraría el desarrollo temprano del comportamiento agresivo con una *función biológica* inmediata (Archer, 1988).

La **conducta de ingestión** de alimentos es otra función vital que el organismo debe realizar de forma apropiada durante la totalidad de su trayectoria de vida. En los mamíferos, esta conducta muestra por lo menos dos fases postnatales claramente diferenciadas. En la primera, la cría exhibe la conducta de mamar, que implica dependencia alimenticia absoluta de la madre y máxima especialización en el tipo de alimento ingerido (i. e., solamente leche). Posteriormente, con el destete, se acaba el período de lactancia, y el individuo inmaduro ingiere diferentes alimentos sólidos y líquidos y posee una dieta más variada (Eisenberg, 1981; Pough *et al.*, 1990). La frecuencia de la conducta de succionar el pezón materno muestra un descenso gradual a medida que la cría va madurando y acercándose a la etapa de independencia alimenticia completa. Las conductas de succión y de ingestión de alimento alternativo muestran un solapamiento durante el desarrollo hasta que la segunda forma de alimentación reemplaza definitivamente a la primera. En este contexto se podría sugerir que la conducta de succionar el pezón materno constituye un precursor ontogenético de la conducta de ingerir alimento sólido que

emerge en una etapa posterior del desarrollo. Hall y Williams (1983) sostienen, sin embargo, que existe una *discontinuidad* ontogenética entre estas dos formas de conducta alimenticia, tanto a nivel de las pautas motoras implicadas, como de sus *mecanismos* internos y externos de control. Por ejemplo, en estudios realizados en la rata, se ha observado que la anosmia (i. e., pérdida del sentido del olfato y, por tanto, imposibilidad de responder a claves olfativas) altera la conducta de succión pero no la de ingestión de alimento sólido. La deprivación de alimento influye en la iniciación de la conducta de alimentación pero no en la de succionar (ver también Brake *et al.,* 1988). El hecho de que la conducta de succionar no sea inhibida por la cantidad de alimento (leche) previamente ingerido y, además, esté protegida contra el aprendizaje por condicionamiento aversivo (p. ej., un sabor aversivo) han sugerido que la discontinuidad que esta conducta muestra en relación con la conducta que aparecerá más adelante durante el desarrollo, es decir, la conducta de ingestión del adulto, podría constituir una adaptación ontogenética (Hall y Williams, 1983; Hall y Oppenheim, 1987) que estaría muy canalizada (i. e., protegida contra perturbaciones genéticas o ambientales que pudieran producir desviaciones; Gottlieb, 1991a; Immelmann *et al.,* 1981).

Estudios realizados sobre la ontogenia del **comportamiento de juego** en el gato doméstico han revelado la existencia de un cambio brusco en la frecuencia de una categoría de juego denominada «contacto con objeto» que ocurre entre la séptima y la octava semana de vida (Bateson, 1981). Bateson observó que la frecuencia de esta categoría de juego aumentaba gradualmente hasta la séptima semana (p. ej., en tres semanas, de la cuarta a la séptima, pasaba de 0,5 a 5 contactos por minuto), sin embargo, este aumento se disparaba entre la séptima y la octava semana (p. ej., en sólo una semana aumentaba de 5 a 12 contactos por minuto). Además, este cambio sólo afectó a las pautas de contacto con objetos de las crías macho. Las crías hembra mostraban un cambio ontogenético en la frecuencia de esta categoría similar al exhibido por los machos sólo si se habían criado en camadas en las que había habido por lo menos un hermano del otro sexo. Bateson (1981) ha interpretado estos datos como un ejemplo de *discontinuidad* ontogenética en la que se produce una reorganización de la conducta de los gatos provocada por algún factor relacionado con el destete, que tiene lugar hacia la sexta semana de vida. La manipulación de la edad de destete, con procedimientos de aislamiento (Bateson y Young, 1981), o provocando una inhibición de la lactancia por medio de inyecciones de bromocriptina (una droga que interrumpe la producción de leche pero que no afecta al comportamiento ni a la actividad general de la madre; Bateson *et al.,* 1981), sugirió que, efectivamente, el destete temprano (p. ej., hacia la quinta semana) influía en el momento del desarrollo en que las crías de gato exhibían el cambio brusco en la reorganización de las pautas de juego de contacto con objetos. Bateson (1981) propuso dos hipótesis para

explicar, en términos *funcionales*, por qué podría ser adaptativa la relación entre el destete y la reorganización de esta categoría de juego. El destete supone una alteración importante en la ecología del gato en desarrollo y el cambio tan brusco que muestra en su conducta de juego con objetos podría facilitar el aprendizaje y obtención de información relevante en este nuevo medio. La segunda explicación sugerida por Bateson, que no excluye a la anterior, plantea que la reorganización del juego sería un medio de transferir las habilidades desarrolladas en etapas anteriores de la ontogenia a los sistemas de conducta del individuo adulto.

En los mamíferos, la existencia de fertilización interna, gestación interna y lactancia, conduce al desarrollo de una relación muy especial tanto prenatal como postnatal entre las madres y sus crías (Eisenberg, 1981). Las necesidades térmicas, alimenticias y de protección de las crías son satisfechas principalmente por las madres, aunque, dependiendo de una serie de factores, los machos en algunas especies pueden contribuir directa o indirectamente a algunas funciones de cuidado parental de las crías (revisión en Clutton-Brock, 1991). Durante la etapa postnatal, las madres establecen una **relación social** con sus crías que es de importancia capital tanto para la supervivencia de éstas como para el éxito reproductor de sus madres. En muchas especies sociales avanzadas, aunque las crías lleguen a emanciparse de las madres en lo que a las necesidades alimenticias se refiere, la dependencia social se extiende durante un período mucho más largo de su ontogenia (Mason, 1979). De hecho, en algunos casos, por ejemplo en muchas especies de primates con organización social de tipo matrilineal, la dependencia social entre madres e hijas puede mantenerse durante todo el ciclo vital (p. ej., Dunbar, 1988). Un aspecto importante de esta relación materno-filial es la dinámica que ésta presenta durante el desarrollo físico y social de la cría. Hinde (1974) realizó estudios muy minuciosos en macacos rhesus, utilizando una serie de índices que le permitieron describir los cambios ontogenéticos que se producían en la relación materno-filial y analizar los factores sociales causantes de dichos cambios. Hinde encontró, por ejemplo, que el grado de independencia espacial de las crías aumentaba con la edad, algo que, por otra parte, era lógico esperar. Es decir, a medida que crecían, las crías pasaban menos tiempo en contacto o en proximidad con la madre. Hinde entonces se preguntó cuáles serían los *mecanismos* sociales responsables del aumento progresivo de la independencia de las crías con respecto a sus madres. Intuitivamente, uno podría pensar que los cambios en la relación maternofilial probablemente serían causados por la conducta de la cría. A medida que ésta crece, va adquiriendo una mayor fuerza y movilidad y un creciente interés por el medio físico y social circundante. Estos cambios deberían, lógicamente, incrementar su iniciativa en el desarrollo progresivo de la independencia. Sin embargo, los resultados de los análisis de Hinde no confirmaron estas expectativas. Se encontró, por ejemplo,

que las madres rechazaban cada vez más a sus crías, a medida que éstas crecían, y que el papel que cada una de ellas desempeñaba en el mantenimiento de la dependencia (i. e., proximidad) cambiaba durante la ontogenia. Inicialmente, las crías eran más activas en la ruptura del contacto físico con las madres; sin embargo, a medida que la cría iba creciendo, la madre era la que adoptaba un papel más activo en promover la independencia de la cría que, en respuesta, mostraba señales claras de protesta y conflicto. ¿Cuál podía ser la causa, y la explicación, de la existencia de este conflicto social en la relación materno-filial? Trivers propuso una explicación *funcional* para responder a esta pregunta. Según su teoría, el conflicto que se observa a nivel social podría ser causado por la existencia de un conflicto a nivel genético entre la madre y su cría. Las madres tienen el mismo grado de parentesco con cualquiera de sus hijos, mientras que éstos sólo comparten el cincuenta por ciento de sus genes con sus hermanos (si lo son de padre y madre). Por tanto, en esta situación asimétrica, la teoría predice que la madre debería estar predispuesta a invertir en la cría menos cantidad de recursos y durante menos tiempo de lo que la cría estaría predispuesta a exigir de la madre, simplemente porque las estrategias de maximización del éxito biológico son diferentes para cada uno de los protagonistas (véase también Trivers, 1985; Chalmers, 1983).

Los bebés humanos poseen al nacer un repertorio de pautas de conducta como son los reflejos de succión, de prensión, la sonrisa o el llanto. Sin embargo, la direccionalidad de algunas de estas señales y el tipo de situaciones que las evocan cambian durante el primer año de vida. Al principio, muchas de estas conductas son dirigidas por el bebé hacia individuos que le rodean, de una manera poco selectiva e indiscriminada. Sin embargo, posteriormente, hacia el sexto mes de edad, el bebé comienza a discriminar a las personas que de forma regular se ocupan de él. Una adquisición que ocurre un poco más tarde, hacia el octavo mes, consiste en que el bebé no solamente establece una preferencia aún más selectiva por alguna de las personas que le cuidan sino que, además, desarrolla una respuesta de temor y evitación hacia personas extrañas. Para explicar este cambio ontogenético en las pautas de conducta del bebé, Bowlby (1969) formuló la teoría del apego, un **sistema de comportamiento** inferido cuya función sería controlar y regular tanto la relación de proximidad entre el bebé y la figura de apego (normalmente la madre) como la conducta exploratoria del bebé en relación con las características del contexto inmediato. Desde el punto de vista de los *mecanismos*, el sistema de comportamiento de apego postulado se activaría en función de una serie de factores endógenos y exógenos, de la presencia o ausencia de la figura de apego y su distancia al bebé, y de cómo percibiera éste la situación, peligrosa o tranquila, en que se encontrara (p. ej., si existen o no personas extrañas, etc.). Desde un punto de vista *funcional*, Bowlby explicó la existencia de este sistema de comportamiento argumentando que en el

ambiente de evolución adaptativa de la especie humana («environment of evolutionary adaptedness»), la evolución del sistema de comportamiento de apego habría asegurado la supervivencia de los hijos y, por consiguiente, el éxito reproductor de los padres.

Una de las principales razones de que el estudio del apego como **sistema de comportamiento** que regula la primera relación social de las crías de los mamíferos, es decir, la relación materno-filial, haya recibido tanta atención, ha sido la creencia de que las relaciones sociales que un individuo establece durante las etapas tempranas del desarrollo tienen un efecto muy importante, a corto y a largo plazo, sobre su perfil o estilo fisiológico y de comportamiento y sobre la adquisición posterior de competencias en diferentes dominios, por ejemplo, el social, el emocional y el cognitivo. Para estudiar este problema más rigurosamente se han utilizado procedimientos experimentales que permiten un mayor control de las variables relevantes; se han empleado diversos paradigmas de aislamiento y de separación de la madre; y se ha utilizado como modelo experimental al macaco (p. ej., ver Hinde, 1974; Chalmers, 1983; Archer, 1992). Por ejemplo, los estudios longitudinales de Suomi (1991) de macacos rhesus criados durante los seis primeros meses de vida bajo dos condiciones diferentes (con sus madres o con compañeros de la misma edad) indican que los individuos criados en cualquiera de estas dos condiciones distintas exhiben un perfil bioconductual (fisiológico y comportamental) muy semejante. Incluso las pequeñas diferencias detectadas tienden a disminuir durante el desarrollo si se les mantiene en condiciones sociales estables. No obstante, se encontró que si se exponía a los individuos desarrollados en distintos regímenes de crianza a breves experiencias de cambio e inestabilidad, la respuesta bioconductual era muy diferente, acentuándose incluso con la edad, en función de las condiciones de crianza que hubieran recibido durante los primeros seis meses de vida. En otras palabras, las condiciones sociales tempranas mostraban *discontinuidad* con los perfiles bioconductuales de los individuos en etapas posteriores del desarrollo cuando éstos se mantenían en ambientes físicos y sociales estables y familiares. En contraste, cuando se manipulaban las condiciones del ambiente, introduciéndose un grado de novedad e inestabilidad moderado, las respuestas bioconductuales de los individuos criados con compañeros de la misma edad eran mucho más intensas que las de los individuos criados con sus madres, demostrando la existencia de *continuidad* entre las condiciones de crianza temprana y la reacción a situaciones que ponían a prueba su capacidad para adaptarse a la novedad.

Recientemente, estos estudios sobre los *mecanismos* y consecuencias *conductuales* y *sociales* de las condiciones de crianza experimentadas en las etapas tempranas del desarrollo social se han visto enriquecidos de forma importante al incorporarse técnicas que permiten el análisis de los *mecanismos* a otro nivel, el *fisiológico*, y en contextos más naturales

donde la validez ecológica y significado biológico (i. e., *función*) de los resultados se pueden evaluar mejor. Por ejemplo, Rasmussen y Suomi (1989) han estudiado los perfiles fisiológicos y endocrinos de los machos de macaco rhesus que viven en grupos naturales en Cayo Santiago, y están relacionando estos datos con ciertas variables conductuales que son de gran relevancia socioecológica (p. ej., la tasa de éxito social cuando los machos subadultos inmigran a otros grupos). Los machos con un pulso cardíaco menor y menos variable, tienen niveles más bajos de cortisol y más altos de prolactina y de hormona del crecimiento, y tienen más éxito social en situaciones de estrés ambiental (p. ej., durante la inmigración).

Kraemer (1992) ha propuesto un modelo psicobiológico que relaciona los efectos del aislamiento social temprano (p. ej., una relación de apego deficitaria) en primates no humanos con alteraciones permanentes en el funcionamiento de ciertos sistemas de neurotransmisores (p. ej., norepinefrina, dopamina y serotonina) que desempeñan un papel importante en la regulación de la respuesta bioconductual a la novedad (y estrés). Por ejemplo, Kraemer (*op. cit.*) encontró que las crías de macaco rhesus que se habían criado en condiciones de aislamiento social exhibían una menor actividad de estos sistemas neuroquímicos y síntomas de depresión conductual. Si el período de aislamiento social sufrido había sido más prolongado, y se exponía al individuo aislado a estímulos novedosos (o a agentes farmacológicos que actúan sobre estos sistemas neuroquímicos, p. ej., la d-anfetamina), se observaba una «supersensibilidad» tanto conductual como neurobiológica. En efecto, los individuos aislados mostraban respuestas agresivas letales y niveles de norepinefrina (recogiendo sus metabolitos en el líquido cefalorraquídeo) muy altos en respuesta a dosis que producían muy pocos efectos sobre cualquiera de estas dos medidas en individuos criados socialmente. Asimismo, Kraemer encontró que aunque los individuos criados con iguales y los criados con una madre exhibían perfiles de conducta muy similares, y distintos a los de los individuos criados en aislamiento, el perfil neuroquímico de los primeros se parecía más al de los aislados que al de los criados con una madre, especialmente cuando se les exponía a condiciones novedosas o estresantes. Estos resultados ponen de relieve, entre otras cosas, que cualquier objeto de apego no tiene el mismo efecto, al menos a nivel fisiológico.

Estudios transculturales de poblaciones humanas han demostrado la existencia de pautas universales de manifestación y de reconocimiento de ***emociones*** a partir del análisis de las expresiones faciales directamente observables y medibles. Sin embargo, estas pautas se desarrollan durante la ontogenia. No todas están presentes en el bebé desde el primer momento. Otros estudios han puesto de relieve que la capacidad de comprender las emociones de los demás también se desarrolla con la edad.

Por ejemplo, las reacciones de los niños a señales de tristeza y aflicción de otro (p. ej., el llanto) cambian con la edad. Hacia el final del primer año de vida, la reacción más habitual de los niños es la atención mantenida; sin embargo, su papel es el de simples espectadores. A veces, pueden responder exhibiendo conductas (y, por tanto, emociones) similares, como el llanto o la cara de tristeza, pero rara vez intervienen e intentan influir sobre las emociones de los demás. Entre el primer y el tercer año de edad, sin embargo, los niños comienzan a mostrar conductas activas de intervención; así, tienden a acercarse al niño afligido y le tratan de consolar, acariciándole, hablándole y ofreciéndole objetos, o, por el contrario, intentan producir reacciones negativas «provocando» al compañero (Harris, 1989).

Durante los primeros meses de vida, los bebés humanos son incapaces de buscar un objeto que se esconde delante de ellos. Hacia finales del primer año de vida, sin embargo, esta conducta cambia. Por ejemplo, si se esconde un objeto debajo de un pañuelo, el bebé realizará conductas de búsqueda; pero sólo hacia los 18-24 meses buscará incluso si el objeto se ha ocultado con desplazamientos invisibles. Esta capacidad de comprender que los objetos existen con independencia de que uno los pueda o no tocar o ver, etc., se denomina noción de permanencia del objeto y se considera indicio de un cambio en la estructura de la inteligencia del bebé (ver Gómez y Colmenares, capítulo 3). Según la teoría de Piaget (1936), el bebé, en interacción con el medio, va modificando por procesos de acomodación y asimilación los ***esquemas y competencias cognitivas*** que posee en cada estadio de desarrollo y que le permiten comprender y actuar sobre el mundo que le rodea (p. ej., establecer relaciones causa-efecto). Así, un bebé humano, o un primate no humano que se encuentra en el quinto estadio de desarrollo sensoriomotor sólo puede resolver un problema (p. ej., alcanzar un objeto distante) utilizando la técnica del tanteo dirigido. Actuará sobre el medio y, mientras tantea, aprovechará cualquier efecto favorable de sus acciones para acercarse a la solución. Por el contrario, el mismo sujeto en el estadio sexto, será capaz de resolver «mentalmente», es decir, sin necesidad de tantear, un problema nuevo (Köhler, 1921; Chevalier-Skolnikoff, 1989; Gómez y Colmenares, este volumen, capítulo 3).

Los ejemplos que hemos mencionado en esta sección nos permiten comenzar a definir el objeto general de estudio de un investigador de la ontogenia del comportamiento. Este comprendería, por una parte, la *descripción* de las conductas (p. ej., individuales y sociales) observables, de los procesos subyacentes observables (p. ej., sustratos neurales y endocrinos) e inferidos (p. ej., sistemas de comportamiento, emociones, esquemas cognitivos) que aparecen/desaparecen o cambian durante el ciclo vital del individuo, y de los momentos en que esto ocurre en relación con la edad; y, por otra, la explicación de las causas inmediatas (i. e., los meca-

nismos) y las causas últimas (i. e., las funciones biológicas) que pueden ser responsables de los cambios registrados (ver fig. 5.1). Ahora bien, tanto la descripción como la *explicación* del desarrollo del comportamiento requieren el empleo de marcos teóricos apropiados que proporcionen los instrumentos conceptuales y metodológicos necesarios para abordar su estudio empírico y para interpretar los resultados que se obtengan. En el siguiente apartado definiremos brevemente las características del enfoque etológico y algunos de los instrumentos conceptuales que esta aproximación proporciona para estudiar la ontogenia del comportamiento (ver también Colmenares, 1995a, capítulo 2, y Colmenares, 1995b, capítulo 6).

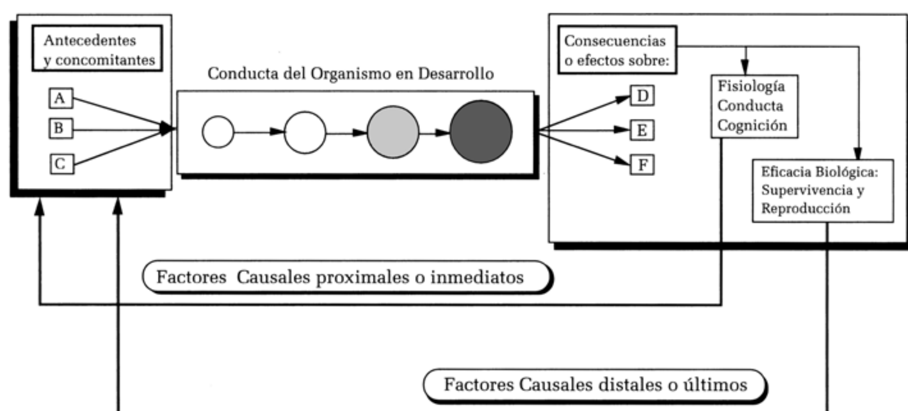


Figura 5.1.–La ontogenia del comportamiento implica cambios cuantitativos (p. ej., aumento del repertorio de conducta) y cualitativos (p. ej., aparición de nuevas conductas). Estos dos procesos de crecimiento y diferenciación se representan en el esquema con el aumento en el tamaño de los círculos y su distinto diseño, respectivamente. Una descripción exhaustiva del cambio conductual durante la ontogenia debe incluir una identificación de los distintos factores antecedentes o concomitantes del cambio, y de los distintos efectos provocados por el propio cambio. Las condiciones antecedentes o concomitantes y las consecuencias de los cambios ontogenéticos en el comportamiento pueden emplearse no sólo para describir sino también para explicar las causas del cambio, cuando la correspondiente relación causal (unidireccional o bidireccional) puede ser identificada y establecida. En cualquier instante del desarrollo, el organismo puede responder a factores presentes en el ambiente inmediato (interno y/o externo). Algunas de estas respuestas pueden haber sido seleccionadas por sus consecuencias (p. ej., fisiológicas, conductuales o cognitivas) en etapas anteriores de la ontogenia. Este conjunto de factores causantes del cambio se denominan *factores causales proximales o inmediatos.* En otros casos, las consecuencias del cambio pueden afectar a la eficacia biológica del individuo, por ejemplo, a sus posibilidades de supervivencia o de reproducción a corto, medio o largo plazo. En este contexto, las características (p. ej., la dirección o la tasa) y los propios mecanismos (p. ej., los procesos fisiológicos, etológicos y psicológicos) del cambio pueden ser seleccionadas por sus consecuencias evolutivas. Estos factores se denominan *factores causales distales o últimos.*

5.1.2. El estudio de la ontogenia del comportamiento: el enfoque etológico

Identificación de las cuestiones: mecanismos, función y evolución

Los ejemplos brevemente descritos en el apartado anterior han puesto de manifiesto que cuando uno trata de responder a la pregunta concreta de *por qué el comportamiento de un individuo cambia durante la ontogenia* debe, en primer lugar, ser consciente del hecho de que en realidad la pregunta encierra dos tipos de interrogantes que son muy distintos, aunque puedan estar interrelacionados, y que, por tanto, requieren dos tipos diferentes de respuestas. La distinción entre las preguntas/respuestas sobre la causación inmediata, o porqué causal, y las preguntas/respuestas sobre la causación última, o porqué funcional, del comportamiento, constituye, de hecho, una de las señas de identidad que mejor define el enfoque etológico (p. ej., Tinbergen, 1963; Hinde, 1982; Hailman, 1982; Huntingford, 1984; Barlow, 1989; ver también Colmenares, 1995a, capítulo 2).

En los ejemplos que se describieron en el apartado anterior se pueden reconocer explicaciones sobre el *porqué causal* y sobre el *porqué funcional* de los cambios que tienen lugar durante el desarrollo u ontogenia del comportamiento. Entre los conceptos más importantes, relacionados con los *mecanismos del cambio*, se encuentran, por ejemplo, los de *período crítico*, *tipos* de *factores* genéticos y ambientales (tanto endógenos como exógenos) que *influyen* sobre el *desarrollo*, *continuidad* prenatal y postnatal, y, naturalmente, el de *epigénesis*. En cuanto a los conceptos relacionados con las *explicaciones funcionales*, en los ejemplos anteriores se han descrito interpretaciones que se referían al *valor adaptativo*, a corto o a largo plazo, de ciertos cambios ontogenéticos, a la existencia de *conflicto genético* entre los progenitores y sus crías, y, dentro de una perspectiva comparativa, también se ha discutido la función biológica de las pautas de cambio que muestran determinadas especies en relación con la *teoría evolutiva* sobre las *estrategias del ciclo vital* (ver Colmenares y Gómez, este volumen, capítulo 6; ver también Colmenares, 1995b, capítulo 7).

Identificación de los niveles de análisis: el «software» y el «hardware» de la ontogenia del comportamiento

Otra de las características idiosincrásicas del enfoque etológico es la importancia que los etólogos conceden a la identificación de los diferentes niveles de análisis y a la síntesis de la información obtenida en cada uno de ellos (p. ej., Hinde, 1991; Bateson, 1991a, 1991b). En la primera parte de esta introducción hemos seleccionado, de manera deliberada, ejemplos que reflejaran no sólo la distinción entre las cuestiones de mecanismo y las cuestiones de función, que ya hemos comentado, sino que, además, ilustraran la existencia de diferentes niveles de análisis tanto en las pautas de cambio ontogenético como en los mecanismos o procesos implicados.

Algunos de estos mecanismos y pautas son más directamente observables (p. ej., la morfología, la fisiología, la conducta, las relaciones sociales, los estímulos y los contextos de desarrollo), mientras que otros tienen que ser inferidos, es decir, se alejan más de los datos empíricos (p. ej., los sistemas de comportamiento, las emociones, los esquemas cognitivos). Asimismo, cuando se analizan los mecanismos causales de la ontogenia del comportamiento podemos centrarnos exclusivamente en la relación entre los fenómenos observables (y manipulables) *externamente,* por ejemplo, los estímulos, los contextos de desarrollo y la conducta del sujeto; e incluso utilizar constructos hipotéticos como son los sistemas de comportamiento, para postular la existencia de *mecanismos causales internos* que controlan los cambios de conducta observados (Gómez y Colmenares, este volumen, capítulo 3). De manera alternativa, el análisis de la causación de los cambios ontogenéticos podría llevarnos a investigar *«bajo la piel»* del organismo, introduciéndonos en el nivel de los mecanismos estructurales, orgánicos, celulares o incluso moleculares. El primer nivel de análisis es el de la causación *blanda* o aproximación del ((software» y es más propio del etólogo. Por el contrario, el segundo nivel de análisis del comportamiento es el de la causación *dura* o aproximación del «hardware», que es más característico del psicobiólogo (p. ej., Hinde, 1982, 1991; Huntingford, 1984; Gómez y Colmenares, este volumen, capítulo 3; ver también Colmenares, 1995a, capítulo 2).

5.2. La ontogenia del comportamiento y sus mecanismos

5.2.1. ¿Cuál es la causa inmediata de que el comportamiento cambie durante la ontogenia?

Tradicionalmente, la respuesta a esta pregunta ha consistido en establecer una conceptualización dicotómica de las posibles causas inmediatas del cambio. Aunque estas dicotomías han sido bautizadas con diversas etiquetas, por ejemplo, innato/aprendido, herencia/ambiente, instinto/ experiencia, naturaleza/educación, físico/psicológico, todas ellas ponen de relieve la existencia de una *oposición* entre dos posibles factores responsables del cambio (Oyama, 1982). El primer término de la dicotomía contempla el cambio ontogenético como el resultado de la acción de fuerzas de origen interno o endógeno; como un proceso de transcripción de un plan o programa cerrado de instrucciones que se encuentra escrito en los genes, que ha sido adquirido filogenéticamente, y que es (relativamente) independiente de la influencia de factores ambientales. La otra posición de la dicotomía postula, por el contrario, que los cambios de comportamiento que exhibe un organismo durante la ontogenia están determinados por fuerzas de origen externo o exógeno; son el resultado de un programa

abierto de información, que se adquiere durante la ontogenia, y que se enriquece continuamente como consecuencia de las experiencias del individuo con su ambiente. En su versión más radical, denominada la teoría de la *tabula rasa,* se llegó a postular que, al nacer, el organismo era como un libro en blanco cuyas hojas se iban rellenando con la información aportada por las experiencias ocurridas durante el desarrollo.

Esta dicotomía recoge, así pues, dos concepciones sobre las causas de los cambios ontogenéticos que fueron históricamente irreconciliables y motivo de agrias discusiones durante parte de este siglo. La esterilidad de esta dicotomización de los determinantes del desarrollo fue pronto reconocida (ver Hinde, 1968; Lehrman, 1970). En la actualidad, la concepción del desarrollo más aceptada es la epigenética. De acuerdo con esta posición, el desarrollo se contempla como un proceso de continua interacción dialéctica o *coacción* entre el genoma, el organismo y su ambiente (p. ej., Gottlieb, 1991a, 1976; Oyama, 1982, 1985, 1993; Hinde, 1992; ver también Colmenares y Gómez, este volumen, capítulo 6). Una noción adicional importante que se hace explícita en este paradigma es que la coacción tiene lugar tanto entre elementos del mismo nivel (i. e., interacción horizontal) como entre elementos pertenecientes a distintos niveles (i. e., interacción vertical) (ver fig. 5.2).

5.2.2. Agentes del Cambio

Aunque las *conductas* no pueden clasificarse en innatas *o* aprendidas, el *proceso de desarrollo* sí puede examinarse desde el punto de vista del grado de influencia que el ambiente y la experiencia previa pueden ejercer sobre su curso. En este caso, no se está planteando una clasificación dicotómica sino un continuo de variación en el grado de estabilidad del desarrollo frente a influencias ambientales. Cuando la estabilidad es relativamente alta, el mecanismo subyacente al cambio que se invoca es la *maduración.* Por el contrario, cuando la plasticidad es la norma, se considera que el curso del desarrollo del comportamiento de un individuo es altamente moldeable por el *aprendizaje* y por sus *experiencias* previas (p. ej., la propia actividad o la estimulación sensorial). Examinemos, pues, con mayor detenimiento, cuál es el papel que los genes, la maduración, el aprendizaje y la experiencia, desempeñan en el desarrollo de las características fenotípicas comportamentales. El orden en que vamos a tratar cada uno de estos factores no implica una valoración de su importancia, la cuál puede variar con la especie y el rasgo conductual concreto que se esté analizando.

Los genes

El genotipo o genoma de un individuo es uno de los factores que contribuye activamente a que el desarrollo ontogenético de éste siga ciertos

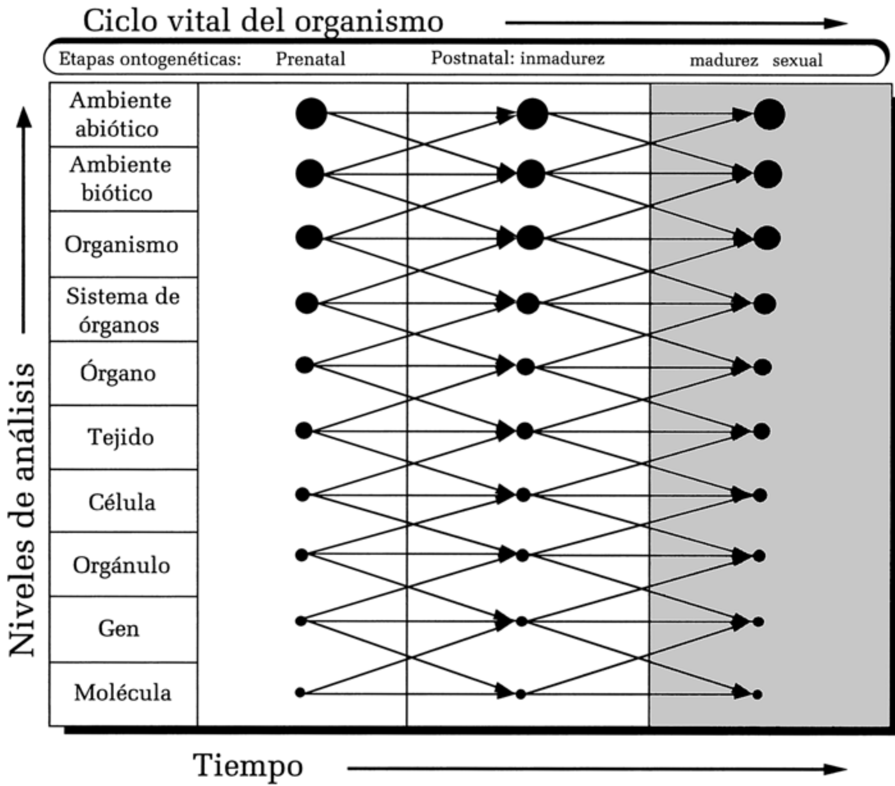


Figura 5.2.–Diagrama mostrando la interacción bidireccional que tiene lugar entre los diversos niveles de organización (eje de las ordenadas) a lo largo del tiempo (eje de las abscisas). La dimensión temporal descrita se refiere exclusivamente al ciclo vital del organismo (i. e., el individuo); los genes y el ambiente (tanto biótico como abiótico) pueden perdurar más allá del período de tiempo mucho más limitado que comprende la existencia del organismo. El ciclo vital de un organismo comprende una serie de etapas ontogenéticas; entre las características que definen a cada una de ellas se pueden señalar el grado de diferenciación y la cantidad de información acumulada. Estas propiedades se representan por la intensidad de la trama que rellena cada una de las tres etapas del desarrollo consideradas. El tamaño de las entidades que se estudian en cada etapa (i. e., moléculas, células, organismo, ambiente abiótico, etc.) varían en tamaño (i. e., superficie del círculo negro), puesto que una de las propiedades de los niveles de organización de los sistemas vivos es su estructura jerárquica (i. e., cada nivel contiene a los niveles de que se compone y es contenido por los niveles que él contribuye a componer). Puesto que el objetivo de este capítulo y de este diagrama es representar de un modo simplificado la naturaleza dialéctica de la relación entre los sucesivos niveles de complejidad en los que el organismo se encuentra inmerso durante el desarrollo, en el diagrama sólo se presentan las interacciones o «coacciones» (Gottlieb, 1991a) que ocurren en distintas etapas del desarrollo y no en cada instante. Es decir, en el diagrama se reflejan las interacciones horizontales (en el mismo nivel) y verticales (entre diferentes niveles) que ocurren durante la ontogenia del individuo. (Lógicamente, esas interacciones bidireccionales también se producen en cada etapa del desarrollo, y vendrían representadas por flechas verticales de doble dirección). El diagrama refleja la concepción *epigenética probabilística del* desarrollo que en la actualidad constituye el paradigma epigenético más aceptado dentro de la etología moderna y de muchas otras disciplinas que se ocupan del estudio de los cambios ontogenéticos (ver, por ejemplo, Gottlieb, 1991a).

patrones preorganizados (aunque no predeterminados). Estos patrones son a menudo específicos de cada especie, o categoría taxonómica superior (p. ej., género, familia, orden, clase, etc.), y, en muchos casos, también de grupos de individuos dentro de una misma especie, que están más estrechamente emparentados a nivel genético (p. ej., una familia). A diferencia de lo que ocurre con el fenotipo, el genotipo de un individuo permanece constante durante la ontogenia completa de éste último (no obstante, ver Colmenares y Gómez, este volumen, capítulo 6). La información contenida en su genoma se encuentra allí desde el instante mismo de la formación del cigoto, y allí permanecerá hasta que, con la reproducción, la mitad de ella (en organismos con reproducción sexual) sea transmitida por los gametos. Los genes constituyen el nivel de organización del organismo que más alejado se encuentra del fenotipo comportamental, y, por tanto, menos efecto *directo* puede tener sobre él y sobre su desarrollo (ver fig. 5.2).

Desde luego, en comparación con el fenotipo, el genotipo de un individuo puede decirse que es *más* inmutable, *más* rígido, *menos* variable, *más* estable. Sin embargo, es preciso enfatizar que dichos atributos no son absolutos sino relativos. Cuando se examinan más de cerca la naturaleza, los mecanismos y las funciones que desempeñan los genes, la impresión que se obtiene es que su influencia directa sobre el desarrollo del comportamiento es relativamente pequeña, en especial en la ontogenia de la variabilidad conductual a nivel intra-específico. Esto se debe no solamente al largo camino que separa a los genes del comportamiento, sino también a la compleja red de interacciones que tienen lugar entre los genes (en el núcleo celular) y entre los genes y el ambiente intracelular y extracelular. Estas interacciones pueden diluir notablemente cualquier efecto directo de los genes sobre el comportamiento (ver Barlow, 1981; Plomin, 1980).

Un gen es un segmento de ADN (ácido desoxirribonucleico) que está constituido, por término medio, por un total de entre 900 y 1.500 pares de bases nucleotídicas (cada triplete de bases codifica uno de los 20 aminoácidos posibles), que desempeña dos funciones fundamentales: la *replicación* del material genético (transmisión de la información genética a las células hijas) y la *regulación* de los procesos bioquímicos que gobiernan la síntesis de todos los materiales estructurales (p. ej., tejidos, órganos) y fisiológicos que sirven de soporte físico al comportamiento. Aunque todas y cada una de las células de un organismo poseen una copia completa e idéntica de toda la información genética del genoma, no todos los genes se encuentran siempre en actividad. Se considera que sólo el 10%, aproximadamente, de todos los genes están activos en un momento determinado, y que la actividad de éstos es probablemente mayor en las etapas tempranas del desarrollo.

Es importante enfatizar que la información genética que se encuentra en los genes desde el instante mismo de la concepción no *determina* las pautas concretas de desarrollo seguidas por el organismo. Como ya hemos

dicho, el «comportamiento» de los genes, es decir, su activación o desactivación en distintos momentos de la ontogenia, sintetizando las enzimas y proteínas correspondientes, está controlado por las interacciones que tienen lugar entre los genes, entre los genes y sus productos (intranucleares, intracelulares y extracelulares), y entre los genes y una larga serie de factores y agentes del ambiente externo, tanto abiótico (p. ej., la luz, la temperatura, etc.) como biótico (p. ej., los nutrientes, las hormonas, la exposición a otros seres vivos, etc.). Fenómenos como la *dominancia* (interacción entre los alelos del mismo gen situados en distintos cromosomas homólogos), la *epistasia* (interacción entre distintos genes situados en el mismo cromosoma), la *pleiotropía* (influencia de un mismo gen sobre varios atributos), y la *poligenia* (control de la expresión de un atributo por varios genes), entre otros, constituyen un buen testimonio de la complejidad y relativo grado de incertidumbre que existe incluso a este nivel de organización. Si a esto añadimos la larga serie de influencias, aún más indeterminadas, que el ambiente y el fenotipo ya desarrollado pueden ejercer sobre la expresión de las potencialidades del genotipo, el panorama que se dibuja es el de un sistema en el que la definición de la relación genes-comportamiento resulta extraordinariamente compleja y notablemente indeterminada (probabilística) y, desde luego, bidireccional (*vid. infra*). Por ejemplo, los genes son responsables de la síntesis de ciertas hormonas que determinan la diferenciación sexual de las gónadas y de otras estructuras directamente implicadas en el control del comportamiento (p. ej., ciertas estructuras del SNC). Estas hormonas, cuya síntesis puede ser activada por estímulos físicos (p. ej., el fotoperíodo) o conductuales (p. ej., la agresión, la exposición a un miembro del otro sexo), actúan, a su vez, sobre los genes, regulando su actividad. Existe, por tanto, una relación de *feedback* entre distintos niveles, desde los genes hasta el comportamiento, pasando por las estructuras intermedias que controlan éste último más directamente (i. e., los órganos sensoriales, el sistema neuromuscular, etc.).

La maduración

Muchos de los cambios en el comportamiento de un organismo tienen lugar como consecuencia de los procesos de maduración que afectan, entre otros, a la maquinaria muscular, esquelética, sensorial, neural y hormonal que sirve de soporte o de mediador de las actividades de conducta. La concepción tradicional de la maduración atribuye a este proceso de desarrollo características tales como, un carácter congénito, genético, físico e independiente (o relativamente independiente) del medio o de la experiencia, espontáneo y típico de la especie. De acuerdo con esta posición, el patrón de cambios madurativos se entiende que está rígidamente controlado por las instrucciones que dicta el programa o código genético.

Esta concepción tradicional y ya algo anticuada de la maduración ha sido contestada por muchos autores. En particular, Oyama (1982, 1985,

1993) ha enfatizado que siendo como es la maduración un proceso de desarrollo, su curso depende no solamente de la información genética sino también de factores ambientales con los que el organismo interactúa durante el desarrollo. En la concepción propuesta por Oyama, la maduración se define como el conjunto de procesos y rutas de desarrollo que son típicos de cada especie y, por tanto, altamente predecible. El hecho de que el proceso de maduración sea altamente (pero no absolutamente) invariante dentro de una especie no indica que éste sea una función de los genes, sino que las condiciones ambientales donde tiene lugar tienden a ser también altamente invariantes. Como destaca Oyama, esta concepción evita la utilización de posiciones dicotómicas que tan negativo efecto han tenido sobre la conceptualización de los determinantes del comportamiento, en general, y de su ontogenia, en particular (ver también Colmenares y Gómez, este volumen, capítulo 6).

El aprendizaje

En términos generales, por aprendizaje se entiende cualquier cambio en la conducta de un animal en una situación determinada que es atribuible a su experiencia previa con esa situación, o con otra con la que comparte ciertas características. Se excluyen, por tanto, los cambios que se deben a la adaptación sensorial, a la fatiga muscular, a posibles daños o a la maduración (Harré y Lamb, 1986; ver también, Hinde, 1970; Mackintosh, 1983; Roper, 1983; Ridley, 1986; Walker, 1987; McFarland, 1987, 1993; Drickamer y Vessey, 1992; Goodenough, McGuire y Wallace, 1993). Podemos inferir que un animal ha aprendido algo cuando se observa un cambio en su conducta. Hay que distinguir, sin embargo, entre aquellos cambios que se deben al aprendizaje y los que se pueden atribuir a otras causas. Si un animal se pone a buscar comida en un lugar determinado, cuando seis horas antes no lo hizo, la explicación quizá no sea que el animal haya aprendido. Puede que se deba a que ahora está más hambriento que antes; es decir, que lo que haya cambiado sea su *estado motivacional* (ver Gómez y Colmenares, este volumen, capítulo 3). En comparación con los cambios de comportamiento provocados por un cambio motivacional, los que son atribuibles al aprendizaje tienden a ser más estables en el tiempo. No obstante, los cambios duraderos también podrían atribuirse a procesos de *maduración.* Un cachorro de perro orina en la misma postura que lo hace una hembra adulta, es decir, separando y flexionando las patas posteriores. Sin embargo, ese mismo cachorro cuando sea adulto lo hará levantando una de las patas posteriores. Este cambio no es una consecuencia del aprendizaje sino de la madurez sexual, porque si al cachorro se le inyecta hormona masculina éste enseguida comenzará a adoptar la postura de los adultos para orinar.

En este y otros casos tenemos la confianza de que el cambio en la conducta no se debe al aprendizaje, puesto que el animal no ha tenido ningu-

na oportunidad de aprender. Esto sugiere que el aprendizaje depende de ciertos tipos específicos de experiencia. Un cambio en el comportamiento que ocurre sin que haya existido la oportunidad de practicar puede atribuirse, con confianza, a causas diferentes del aprendizaje, aunque lo opuesto no tiene por qué ser cierto. Para que lo segundo fuera correcto tendríamos que demostrar que la experiencia es necesaria para que se produzca el cambio que observamos en la conducta.

Se han propuesto diversas clasificaciones de los distintos tipos de aprendizaje (p. ej., Thorpe, 1963; Hinde, 1970; Ridley, 1986; McFarland, 1987; Walker, 1987; Alcock, 1989; Drickamer y Vessey, 1992; Manning y Dawkins, 1992; Goodenough *et al.*, 1993). Por ejemplo, se puede hablar de aprendizaje no asociativo (habituación y sensibilización), de aprendizaje asociativo (condicionamiento clásico y condicionamiento instrumental) y de aprendizaje «inteligente» (aprendizaje latente, aprendizaje «súbito», aprendizaje de reglas, aprendizaje social, etc.).

Cuando después de varias ocasiones en las que se expone a un animal a un estímulo, éste deja de elicitar una respuesta, o disminuye el número de respuestas, se dice que se ha producido una *habituación*. La habituación es un mecanismo de aprendizaje que está muy extendido en el reino animal y, por consiguiente, debe tener una gran importancia biológica. Su función parece ser la de proporcionar un medio de discriminar los estímulos que son conocidos y positivos de aquellos que son desconocidos y potencialmente peligrosos. Esta discriminación permite al animal responder con conductas que sean más apropiadas en cada situación, evitando el gasto inútil de energía que implicaría el responder de forma repetida a estímulos que la experiencia ha demostrado son irrelevantes.

El aprendizaje también puede causar la aparición de nuevas respuestas en lugar de la extinción de antiguas respuestas. A este mecanismo se le denomina *sensibilización*. Así, un animal puede dirigir, al menos temporalmente, ciertas respuestas hacia un estímulo previamente neutral, después de haber sido expuesto a estímulos motivacionalmente importantes (p. ej., alimento o una descarga eléctrica). El significado adaptativo de la sensibilización parece obvio. Permite a un animal aprovechar cualquier regularidad estadística en su ambiente sin forzarle a aprender qué sucesos concretos están correlacionados con el alimento o con un peligro.

El aprendizaje asociativo se caracteriza porque el animal aprende a asociar dos estímulos o sucesos que tienden a aparecer con una determinada relación temporal entre ellos. En el *condicionamiento clásico o pavloviano* el primer estímulo (E1) es el condicional (p. ej., una luz, un sonido) y el segundo (E2) es el incondicional (p. ej., alimento, agua). En cambio, en el *condicionamiento operante o instrumental* el primer suceso (E1) es una respuesta de conducta del animal y el segundo suceso (E2) es su consecuencia. En ambos tipos de aprendizaje, el segundo suceso o es-

tímulo (E2) es reforzante. La capacidad de aprender a través de estos dos tipos de condicionamiento resulta de gran valor adaptativo, porque permite al animal hacer más predecible lo que ocurre en su entorno y así responder con el comportamiento más apropiado. En otras palabras, gracias al aprendizaje asociativo, el animal puede identificar relaciones de contingencia y relaciones causales entre acontecimientos externos o entre su conducta y los efectos que esta puede tener (ver también Dickinson, 1980).

Una propiedad compartida por la habituación y el condicionamiento clásico es que, en ambos tipos de aprendizaje, la conducta exhibida por el sujeto ya forma parte de su repertorio (a) antes de ser temporalmente eliminada, cuando un único estímulo se repite (i. e., en la habituación), o (b) antes de ser incorporada a una nueva situación, cuando ésta se empareja de forma repetida con otra que instintivamente ya producía esa conducta (i. e., en el condicionamiento clásico). En otras palabras, ni la habituación ni el condicionamiento clásico implican la generación de innovaciones en pautas o estrategias de respuesta. El enorme valor adaptativo del condicionamiento instrumental es, por tanto, que, a través de este mecanismo, el animal puede generar formas de comportamiento (p. ej., secuencias motoras) no presentes previamente en su repertorio de conducta. Es decir, el aprendizaje instrumental dota al organismo de la capacidad potencial de «inventar» un repertorio relativamente amplio de nuevas soluciones a sus problemas de sobrevivir y reproducirse. Si el animal posee, además, ciertas capacidades cognitivas más avanzadas (*vid. infra*), dicho repertorio puede aumentar exponencialmente y, con ello, la adaptabilidad del organismo.

Existen ocasiones en las que un organismo aprende, adquiere información de su entorno, sin necesidad de obtener una recompensa concreta e inmediata. Se sabe que la información está ahí, latente, porque dadas las condiciones apropiadas, el organismo hace uso de ella (*aprendizaje latente*). No cabe duda de que esta forma de aprendizaje, producida por exploración, puede ser de gran valor adaptativo, ya que proporciona al animal una información preciosa sobre las características de su medio físico y biótico. En algún momento de su vida, la posesión de dicha información puede representar la diferencia entre sobrevivir o ser capturado por un predador, por ejemplo.

El *aprendizaje súbito* (por «insight») tiene lugar cuando un individuo es capaz de resolver un problema sin recurrir al procedimiento del («ensayo y error» (propio del condicionamiento instrumental), es decir, antes de actuar sobre el medio externo. En otros términos, se podría decir que el animal es capaz de emplear información obtenida en un contexto para resolver «mentalmente» un problema surgido en otro contexto diferente.

En ocasiones, un animal resuelve un problema rápidamente debido a la experiencia que ha adquirido en la resolución de problemas similares. En

este caso se postula que el animal ha adquirido ciertas *estrategias de aprendizaje* («learning sets»), que aplica de manera eficiente para resolver problemas nuevos aunque parecidos. La capacidad de desarrollar estrategias para aprender debería tener un importante valor adaptativo. En la vida real, el animal tiene que resolver una multitud de problemas, muchos de los cuales son, en realidad, variaciones sobre el mismo tema. El desarrollo de «estrategias para aprender» ahorraría una gran cantidad del tiempo que, de otro modo, se perdería si cada problema se tuviera que resolver por separado.

Muchos animales son capaces de aprender de otros individuos de su especie; lógicamente, esta capacidad está más extendida en especies que viven en grupos sociales. Ciertamente, existen muchos ejemplos de este tipo de *aprendizaje social.* Las ratas (*Rattus norvegicus*) aprenden ciertos hábitos alimenticios, incluyendo los elementos de su dieta, a partir de sus congéneres. Los monos rhesus (*Macaca mulatta*) pueden aprender a temer y evitar a las serpientes, observando las reacciones que sus compañeros muestran hacia ellas. En las aves canoras, los polluelos tienen que aprender de sus tutores (adultos de la misma especie) las características del canto que van a emplear cuando sean adultos para atraer a las parejas sexuales y para expulsar a sus rivales. El fenómeno de la impronta implica el aprendizaje de las características de los padres y de los compañeros de pollada que le van a permitir sobrevivir en la fase de inmadurez sexual y elegir la pareja adecuada para reproducirse en la etapa adulta. Muchos de los ejemplos de tradiciones culturales o protoculturales descritos en los primates, en especial en los antropoides, constituyen casos de aprendizaje social. Por ejemplo, los chimpancés que habitan en diversas regiones de África han desarrollado distintos hábitos de utilización y modificación de herramientas naturales para explotar diversos recursos. Por ejemplo, el empleo de herramientas de piedra o de madera para abrir alimentos que se encuentran encerrados en una cáscara dura es característico de las poblaciones más occidentales (*Pan troglodytes verus*); el uso de bastones como ganzúas para extraer termitas de un termitero es una práctica idiosincrásica de las poblaciones de África Central (*P. t. troglodytes*); y el uso de plantas medicinales para tratarse algunas enfermedades sólo se ha observado en las poblaciones de África Oriental (*P. t. schweinfurthii*) (ver McGrew, 1992).

La experiencia

El aprendizaje no es el único mecanismo capaz de dirigir y de promover cambios en el comportamiento del organismo que se encuentra en desarrollo (o incluso en el individuo adulto). En este contexto se puede hacer referencia a dos conceptos clave en el estudio del desarrollo. El primero se refiere a la idea de que el individuo inmaduro es más susceptible, más moldeable, más influenciable por sus experiencias «pasivas» (p. ej., la mera exposición a estímulos internos/externos) o «activas» (p. ej., la

práctica de ciertas actividades) que el individuo ya adulto. Este período de mayor permeabilidad a las influencias de la experiencia se denomina período sensible, y puede variar en función de la especie y de las distintas características fenotípicas que se estén analizando. El segundo concepto se refiere a la existencia de continuidad ontogenética entre las sucesivas experiencias que un organismo tiene durante su desarrollo. En general, se asume que las experiencias tempranas, en especial las ocurridas durante el período de sensibilidad, son las que más huella pueden dejar; se afirma a menudo que son irreversibles.

En la primera parte de este capítulo hemos descrito varios ejemplos empíricos que ponían de relieve las propiedades del desarrollo recogidas por estos dos conceptos. A continuación vamos a mencionar muy brevemente algunos ejemplos que destacan el efecto que la experiencia temprana puede tener sobre el desarrollo del comportamiento.

La mera estimulación visual o auditiva (lo que hemos denominado experiencia «pasiva») puede tener efectos dramáticos sobre los procesos de improntación y de desarrollo del canto en las aves. Así, la primera experiencia (visual) que tenga un polluelo de gallina doméstica a las 24 horas de haber salido del huevo puede determinar (restringir) sus preferencias de acercamiento y de evitación hacia los estímulos que encuentre en etapas posteriores del desarrollo. Además, el desarrollo de algunas de estas preferencias puede depender de otras experiencias inespecíficas (p. ej., la realización de actividad motora) tenidas durante el período apropiado del desarrollo. Por ejemplo, los pollos muestran una predisposición a improntarse con la maqueta de una gallina (p. ej., a las 48 horas posteclosión), hasta entonces desconocida (de ahí el término predisposición), aunque hayan estado privados de estimulación visual, siempre y cuando hayan tenido la oportunidad de realizar actividad motora a las 24 horas posteclosión (p. ej., Bolhuis, 1991). Los pollos de algunas especies de ánades reconocen, y muestran impronta hacia, las llamadas de sus madres (que hasta entonces no han escuchado), a las 48 horas post-eclosión, sí, y sólo sí, han escuchado las llamadas que emiten ellos mismos o sus hermanos de puesta, durante el desarrollo embrionario (p. ej., Gottlieb, 1991b). Muchas aves canoras sólo son capaces de emitir el canto normal de la especie cuando son adultas, si en la fase de memorización han escuchado los cantos emitidos por individuos adultos de su especie, que reciben el nombre de «tutores». Cuando se impide que los polluelos escuchen el canto de un tutor durante la fase de memorización, o que lo practiquen durante la fase motora, el canto que producen en la etapa adulta muestra características anormales (p. ej., Slater, 1983).

También son muy conocidos los experimentos que realizaron los Harlow con monos rhesus, para determinar cuáles eran los efectos que las experiencias sociales tempranas tenían sobre su comportamiento social posterior (ver Chalmers, 1983). En estos experimentos se emplearon

distintas condiciones de crianza: aislamiento total, crianza sólo con la madre, crianza sin madre pero con iguales, etc. La única condición que producía individuos socialmente normales fue aquella en la que tanto la madre como otros individuos de la misma edad habían estado presentes durante el desarrollo de la cría. Como era lógico esperar, los efectos más perturbadores y más duraderos se observaron en las crías que habían sido criadas en condiciones de completa privación social. Cuando se les colocaba en una situación social, estos individuos aislados mostraban, entre otras características, conductas auto-destructivas, conductas agresivas dirigidas hacia otros individuos, conductas sexuales anormales, y, en el caso de las hembras que se quedaban preñadas, mostraban un comportamiento maternal inadecuado (incluyendo conductas de ignorar a la cría o incluso de atacarla). En el mono rhesus, los efectos más graves del aislamiento social parece que tienen lugar durante el período comprendido entre los 3 y los 9 meses de edad.

Las conductas de juego y exploración son típicas de animales endotermos (aves y mamíferos) durante la etapa de inmadurez (Fagen, 1981; Smith, 1984). Las tres hipótesis generales que se han propuesto para explicar su valor adaptativo hacen hincapié en los beneficios a largo plazo (en la etapa adulta) que el individuo puede derivar de practicarlas cuando es joven (Smith, 1982). Así, se ha postulado que el juego sirve para poner a punto o favorecer el desarrollo de las habilidades motoras (hipótesis del entrenamiento motor), sociales (hipótesis del entrenamiento social) y cognitivas (hipótesis del entrenamiento cognitivo) que pueden ser de gran valor adaptativo para sobrevivir y reproducirse en el mundo del individuo adulto (ver Colmenares, 1995a, capítulo 17).

5.2.3. Predisposiciones y limitaciones sobre el aprendizaje

Una de las características distintivas de la aproximación etológica al estudio del aprendizaje ha sido la concepción de que existen predisposiciones y limitaciones con respecto a lo que el animal va a aprender (los conocidos «constraints on learning», p. ej., Seligman 1970; Shettleworth, 1972; Hinde y Stevenson-Hinde, 1973; ver Roper, 1983). El argumento fundamental de esta posición es que la capacidad de aprender, como cualquier otra característica fenotípica de un organismo, ha debido evolucionar en relación con las presiones selectivas impuestas por los problemas ecológicos del ambiente más o menos específico de cada especie. La inferencia que se deriva de esta tesis es que cuanto más diferentes sean los problemas ecológicos que distintas especies tengan que resolver y cuanto más lejana sea la relación filogenética entre ellas, mayores diferencias cualitativas y cuantitativas deberíamos encontrar en sus capacidades de aprendizaje. Esta posición ecológica y evolutiva característica del enfoque etológico ha entrado en conflicto con algunas concepciones y teorías

formuladas por los psicólogos del aprendizaje, en particular con la denominada Teoría del Proceso General y con el Principio de Equipotencialidad. La controversia que ha resultado de la interacción entre los paradigmas etológicos y psicológicos con respecto a este problema ha sido muy interesante y sin duda productiva; no obstante, su examen escapa a los objetivos de este capítulo (ver Roper, 1983; ver también Colmenares, 1995b, capítulo 6).

Dos de los problemas «naturales» que los etólogos han estudiado con mayor detalle, y cuyos resultados han empleado a menudo como evidencia en favor de sus tesis, han sido los procesos de improntación y de desarrollo del canto en las aves. La existencia de predisposiciones y de períodos restringidos para aprender relaciones entre estímulos, y la existencia de diferencias interespecíficas muy claras en dichos procesos y su aparente adaptatividad, sugieren, efectivamente, que el aprendizaje puede ser selectivo (con respecto al problema a resolver), y específico de la especie considerada y del estadio de desarrollo del individuo en cuestión (p. ej., Siater, 1983; Roper, 1983).

5.3. Resumen

El cambio es una propiedad esencial de todos los seres vivos y de todos sus niveles de organización, desde el genético hasta el organísmico. Aunque la existencia de cambios ontogenéticos en el comportamiento no resulta demasiado difícil de documentar a nivel empírico, su explicación ha sido motivo de considerable controversia durante buena parte de este siglo. La concepción del desarrollo que mayor aceptación tiene en la actualidad es la epigenética probabilística. Según esta posición teórica, el desarrollo del comportamiento (y del resto de las características fenotípicas de un organismo) es el resultado de un proceso continuo de coacción vertical (entre elementos de distintos niveles de organización) y horizontal (entre elementos del mismo nivel) (ver fig. 5.2). En otras palabras, todos los niveles contribuyen activamente, actuando en concierto (y en conflicto), a la construcción del organismo y de todas sus características fenotípicas. La aproximación etológica al estudio del desarrollo se caracteriza por la posición holista e integradora que defiende. En efecto, al etólogo le interesa integrar la información que obtiene estudiando, en diferentes niveles de análisis (p. ej., el genético, el fisiológico, el conductual, el psicológico, el social, el ecológico), los determinantes del desarrollo y sus consecuencias biológicas y evolutivas. En este capítulo hemos examinado brevemente algunos de los determinantes del desarrollo del comportamiento (p. ej., los genes, la maduración, el aprendizaje y la experiencia). En el siguiente capítulo se analiza el valor adaptativo del desarrollo y el efecto que la información adquirida durante la ontogenia puede tener sobre el curso de la evolución.

Capítulo 6

El desarrollo del comportamiento: aspectos funcionales y evolutivos

FERNANDO COLMENARES Y JUAN CARLOS GÓMEZ

6.1. Introducción

Entre los problemas biológicos que todo organismo debe resolver satisfactoriamente si pretende sobrevivir y reproducirse en un determinado escenario ecológico se pueden mencionar: comer (p. ej., qué constituye un buen bocado o una buena presa, y qué debe ser evitado por nocivo; cómo optimizar la explotación de los recursos alimenticios; cómo capturar a las presas) y no ser comido (p. ej., qué constituye un predador y cómo escapar de él); la posesión de un conocimiento preciso de su espacio vital, con detalles sobre las rutas y rutinas tanto de sus presas como de sus predadores, y de la localización en el mismo de elementos importantes (p. ej., los abrevaderos, los lugares para protegerse del sol o de la lluvia, o para escapar de los predadores, etc.); la reproducción (p. ej., quién constituye una pareja sexual adecuada, y cómo aparearse); y el cuidado de las crías (p. ej., cuál es el estilo parental que mejor puede asegurar la supervivencia de las crías). Estos y muchos otros problemas sociales, bióticos y abióticos pueden ser, en muchos casos, lo suficientemente complejos y variables como para exigir del organismo una cierta capacidad para organizar y modificar su conducta de un modo flexible, en función de sus propias experiencias como individuo, o de las experiencias de sus congéneres, con las características del nicho social y ecológico en el que vive. En otras palabras, parece razonable hipotetizar que la capacidad de aprender puede conferir a los organismos que la poseen una ventaja biológica importante al incrementar sus posibilidades de adaptarse mejor a nichos definidos por patrones de organización altamente diversos.

A pesar de que detrás de la larga tradición de estudios sobre el aprendizaje que han desarrollado los psicólogos comparatistas existe una fundamentación evolutiva, lo cierto es que la adopción de una aproximación

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 119-136. 1994.

genuinamente biológica ha sido el resultado de las investigaciones realizadas dentro de la aproximación etológica, principalmente. En efecto, muchos psicólogos del aprendizaje han asumido la tesis de la existencia de continuidad filogenética entre las especies animales y, apoyándose en una interpretación particular de este principio biológico-evolutivo, han empleado a sus animales de laboratorio como modelos para investigar y formular teorías generales que pudieran ser extrapolables a la especie humana. Los etólogos, por el contrario, centrados como han estado en el análisis de problemas «naturales» (i. e., biológicamente relevantes para el organismo en cuestión), han tendido a abordar cuestiones relacionadas con los estímulos «naturales» implicados en los procesos de aprendizaje y en su valor adaptativo en relación con el ambiente ecológico que plantea los problemas a resolver (p. ej., Slater, 1983; Roper, 1983). Hay que señalar, no obstante, que la integración de la perspectiva etológica y la adoptada por los psicólogos comparatistas que estudian problemas naturales está siendo extraordinariamente fértil (p. ej., Kamil y Yoerg, 1982; Kamil y Roitblat, 1985; Kamil y Clemens, 1990; J. L. Gould, 1986; Timberlake, 1990).

En el capítulo anterior se examinó cuáles eran los mecanismos responsables de los cambios que experimenta el comportamiento de muchos organismos durante el curso de su ciclo vital. Es decir, se analizaron las causas inmediatas de los cambios ontogenéticos en el comportamiento. La aproximación etológica adoptada en estos dos capítulos exige que consideremos también cuáles son las *causas últimas* que explican dichos cambios. Por tanto, en este capítulo abordaremos tres cuestiones funcionales y evolutivas fundamentales relacionadas con la ontogenia del comportamiento. En primer lugar, analizaremos cuál puede ser el valor adaptativo del aprendizaje como rasgo fenotípico (p. ej., Johnson, 1982). En segundo lugar, investigaremos los costos y los beneficios que pueden estar asociados al denominado síndrome de inmadurez (p. ej., Mason, 1979). Por último, también exploraremos un tema que sólo recientemente ha comenzado a examinarse con la atención que merece; se trata de la relación que existe entre los cambios ontogenéticos en el comportamiento y el proceso de la evolución (ver Gottlieb, 1987, 1991a; Plotkin, 1988a; Cairns, Gariépy y Hood, 1990; ver también Huntingford, 1984; Colmenares, 1995b: capítulos 6 y 9).

6.2. Función del aprendizaje

Una estrategia general para analizar el valor adaptativo del aprendizaje, concebido como un rasgo fenotípico o capacidad presente en mayor o menor medida en un organismo, consiste en examinar los beneficios y los costos que están asociados a él. Este tipo de análisis permite construir hipótesis falsables empíricamente sobre aquellas adaptaciones, como la capacidad de aprender, que tienen una mayor probabilidad de evolucio-

nar bajo condiciones ecológicas, sociales, fisiológicas y genéticas específicas (tanto reales como hipotéticas). (Hay que enfatizar la existencia de una multiplicidad de factores que, operando en cualquiera de estos niveles, pueden facilitar o limitar el desarrollo y evolución de un rasgo fenotípico determinado.) A continuación emplearemos esta estrategia para discutir el valor adaptativo del aprendizaje como uno de los mecanismos más importantes del desarrollo del comportamiento (ver Johnston, 1982).

6.2.1. Beneficios del aprendizaje

En general, parece lógico pensar que un organismo que es capaz de aprender puede obtener mucha más información acerca de su entorno y, probablemente, puede adaptarse mucho mejor a él, que otro organismo que sea incapaz de hacerlo. En consecuencia, la selección debería favorecer el mantenimiento de las capacidades de aprendizaje ya adquiridas y el desarrollo de nuevas capacidades. Sin embargo, la cuestión clave, a menudo no contemplada por algunos autores, es que la ventaja adaptativa de poseer un carácter, y por tanto la probabilidad de que éste evolucione, está determinada, en gran medida, por el ambiente, es decir, no se produce en un vacío ecológico. (No hay que olvidar la existencia de otros condicionamientos de tipo genético, fisiológico, organísmico y filogenético que también pueden contribuir favorable o desfavorablemente a la evolución de cualquier rasgo; *vid. infra.*) Por tanto, si el ambiente no demanda la posesión de, por ejemplo, capacidades de aprendizaje especialmente complejas, lo más probable es que éstas no evolucionen.

El problema ecológico, o socio-ecológico, más importante que puede favorecer el desarrollo de la capacidad de aprender es el grado de variabilidad e impredecibilidad del ambiente al que tiene que adaptarse un organismo. (Hay que recordar que ese ambiente comprende factores físicos, bióticos y sociales, y que el organismo no es un agente pasivo a merced del ambiente, sino que participa activamente en su construcción y, por tanto, es en parte responsable de los problemas a los que tendrá que adaptarse; ver sección 6.4.)

Si el ambiente nunca cambiase, los organismos no ganarían nada poseyendo la capacidad de aprender. La selección natural podría favorecer, como un rasgo permanente de la estructura psicológica del individuo, el desarrollo de una serie de reglas sencillas diseñadas para producir la conducta apropiada en cada situación particular. Existen algunas características del ambiente que son relativamente invariantes y, en consecuencia, a menudo se observa que los organismos que se enfrentan a dichos ambientes responden, en general, de un modo estereotipado. Otras características del entorno cambian de forma cíclica y, por tanto, predecible (p. ej., siguiendo patrones de cambio diurno, lunar, o estacional). En este contexto, de nuevo, no existe ninguna necesidad de que el animal aprenda

a adaptarse a tales cambios. Basta con poseer, por ejemplo, mecanismos fisiológicos, como la aclimatización en respuesta a variaciones en factores externos (p. ej., la temperatura, el fotoperíodo, etc.), que entran en funcionamiento de modo automático, dadas las condiciones adecuadas; o conductas que estén controladas por «relojes internos». En otras palabras, cuando el ambiente cambia, pero lo hace de un modo predecible, los organismos pueden heredar mecanismos adaptativos, que estén filogenéticamente preprogramados, que sean sensibles a claves ambientales, y que permitan producir una sintonía entre la conducta del organismo y la pauta invariante de cambios cíclicos en el ambiente, sin recurrir a procesos de aprendizaje durante la ontogenia. En algunas especies, sin embargo, el entorno de un individuo puede cambiar de forma importante durante el curso de la ontogenia. Dichos cambios puede que sean predecibles en el tiempo pero no en sus características particulares. Es decir, el organismo podría poseer la capacidad de predecir que, a una cierta edad, el reconocimiento y el ajuste a las demandas del entorno van a ser de vital importancia, aunque no pudiera anticipar cuáles fueran a ser esas demandas concretas. Para poder adquirir esa información tan relevante, y que no puede ser heredada filogenéticamente (por ser demasiado variable y/o compleja), el organismo puede requerir un determinado grado de desarrollo sensoriomotor. En estas especies, los individuos sí pueden beneficiarse de la capacidad de aprender, si bien su agenda para aprender puede estar preprogramada filogenéticamente. En otras palabras, su agenda del desarrollo especifica cuándo va a estar dispuesto a aprender (período de sensibilidad) y, en muchos casos, qué características va a estar predispuesto a atender, retener y recordar (predisposiciones y limitaciones biológicas). Ejemplos de este último fenómeno pueden ser los conocidos procesos de la impronta y del desarrollo del canto en las aves (ver Colmenares, 1995b, capítulo 9, para una revisión). Por último, cuando el ambiente es aún más complejo e impredecible, debido al enorme margen de variabilidad existente, la posesión de una memoria «filogenética» que anticipe las situaciones concretas y proporcione soluciones puede resultar un mecanismo poco económico y, por tanto, inviable. Es en estos escenarios ecológicos en los que la capacidad de aprender y modificar la conducta para adaptarse a los cambios del entorno, en función de la información que se adquiere durante la ontogenia a partir de la experiencia individual, puede ser de extraordinario valor adaptativo.

6.2.2. Costos del aprendizaje

Entre los inconvenientes que la capacidad de aprender puede causar a los organismos que la poseen, los siguientes son especialmente importantes: la necesidad de poseer un sistema nervioso central y un genoma más complejos, y los problemas asociados al síndrome de inmadurez, que se examinan más adelante (sección 6.3).

Algunos autores han relacionado la complejidad del sistema nervioso central (SNC), que sirve de soporte físico («hardware») del aprendizaje, con la capacidad de aprender, en particular, o con la inteligencia, en general (p. ej., Jerison, 1985; Jerison y Jerison, 1988; ver Colmenares, 1995a, capítulo 14). Se ha argumentado que la capacidad de aprender depende del nivel de competencia que posea el SNC para desempeñar sus funciones de recibir, almacenar, recuperar y procesar la información que el organismo obtiene durante la ontogenia. Puesto que las neuronas, i. e., las unidades elementales de que consta el SNC, poseen una capacidad limitada para manejar información, el único modo en que el SNC de un organismo puede soportar las necesidades fisiológicas de un incremento en la capacidad de aprender es incrementando el número de neuronas y aumentando también el número de interconexiones entre ellas. Sin embargo, la solución de aumentar el tamaño y/o la complejidad del SNC, para dotar al organismo del soporte físico y fisiológico que exige un incremento de su capacidad de aprender, conlleva dos tipos fundamentales de problemas asociados: por un lado, el elevado costo energético que supone mantener el tejido nervioso en buenas condiciones; por otro, la necesidad de proteger al cerebro en funcionamiento de cualquier fluctuación en sus parámetros fisiológicos, por pequeños que éstos puedan ser.

Aunque el encéfalo de un ser humano adulto sólo comprende aproximadamente el 2% de su peso corporal total, compromete, sin embargo, el 20% de su metabolismo basal total. Esta cifra es aún mayor durante los primeros diez años de vida; en efecto, en ese período el consumo de oxígeno que realiza el encéfalo es del orden del 50% del metabolismo basal total. Esta tasa respiratoria tan alta (i. e., de 3,5 mg O_2/100 g/min en el adulto) se mantiene incluso durante alteraciones metabólicas graves como en el caso de la hipoglucemia y la acidosis diabética, indicando que durante un estrés metabólico de esta naturaleza, el costo de mantener el cerebro en buenas condiciones puede ser proporcionalmente mucho mayor. Por otra parte, no sólo es costoso el mantenimiento de un cerebro, aún más costoso es sostener su actividad cuando está en funcionamiento.

Además de estos costos energéticos directos, el poseedor de un SNC tiene que hacer frente a otra serie de problemas más indirectos. La transmisión de impulsos nerviosos, el mecanismo básico de funcionamiento del SNC, implica cambios en el balance iónico, la existencia de fenómenos bioeléctricos débiles, y la difusión de pequeñas cantidades de sustancias transmisoras a través de los espacios sinápticos. Todos estos procesos son sensibles a pequeños cambios en el estado fisiológico del organismo, y si el encéfalo tiene que ser protegido contra los efectos negativos que dichos cambios pueden provocar, se requiere la existencia de mecanismos precisos de control homeostático. Es cierto que estos mecanismos, como el de la barrera hemato-encefálica, han evolucionado; sin embargo,

el precio ha sido un incremento adicional de los costos energéticos que su posesión conlleva. Cabe mencionar, por último, que la posesión de un sistema nervioso más complejo supone, como contrapartida, un aumento de su vulnerabilidad frente a perturbaciones mecánicas y bioquímicas.

Se ha sugerido también, que la posesión de una mayor capacidad para aprender requiere un genoma más elaborado, más complejo. El inconveniente de este supuesto correlato es que cuanto mayor sea la cantidad de material genético mayor será también la susceptibilidad del organismo a los efectos de las mutaciones que se producen al azar. Para reducir el impacto de estos efectos, es preciso que la selección favorezca el desarrollo de mecanismos capaces de reconocer y reparar las secuencias de ADN que hayan sido dañadas, o que el esfuerzo reproductivo sea incrementado con el fin de compensar las pérdidas ocasionadas por la potencial existencia de una mayor tasa de mutaciones perjudiciales. En contra de este argumento, se ha postulado también que cuanto mayor es la capacidad de un organismo para desarrollarse en direcciones que son determinadas por información ambiental (i. e., desarrollo facultativo) *menor* será el número de instrucciones que debe aportar el genoma (y, por tanto, menos elaborado debe ser éste). Es decir, en un sistema de desarrollo no facultativo (i. e., obligado), la cantidad de material genético debe ser menor; esta sería la causa, se aduce, de que, si un organismo desea incorporar información ambiental a través del aprendizaje, se precise escapar de las limitaciones que impone un genoma más pobre en cantidad o en complejidad.

Los datos existentes parecen conceder más apoyo empírico a la primera hipótesis. Es decir, en un sistema de desarrollo facultativo se requiere, incluso a nivel molecular, una mayor cantidad de material genético que en un sistema de desarrollo obligado, puesto que se necesita un mayor número de genes reguladores para controlar los cambios en la síntesis de proteínas. Por ejemplo, el operón *lac* de la bacteria *Escherichia coli* está constituido por tres genes estructurales que son responsables de la producción del enzima B-galactosidasa y de otros dos enzimas implicados en el metabolismo de la lactosa. En ausencia de lactosa en el medio, estos genes son reprimidos por una sustancia represora producida por un gen regulador cercano. En cambio, en presencia de lactosa, el represor es inactivado y se induce la transcripción del operón. El gen estructural comprende, en este caso concreto, unos *5.100* pares de bases de ADN; a éstas, el gen regulador añade otras *1.020* pares de bases. Si el operón *lac* fuera no facultativo y, por tanto, produjera B-galactosidasa de forma continua, se necesitaría sólo el 83% del ADN total implicado en su funcionamiento.

Una segunda línea de evidencia en favor de la primera hipótesis ha sido sustanciada con los resultados obtenidos en algunos estudios que han investigado la proporción de ADN que se transcribe en distintos tejidos

corporales. Por ejemplo, se ha encontrado que esta proporción es del 11% en el caso del tejido nervioso frente al 4-5% en el hígado o los riñones. En consecuencia, si para aumentar la capacidad de aprender es preciso desarrollar un SNC más complejo y mayor, entonces quizá esta exigencia requiera también la adquisición de más secuencias de ADN.

6.3. Función del síndrome de inmadurez

Durante su ciclo vital todo animal tiene que invertir parte de su tiempo y energía en su mantenimiento y, especialmente durante la etapa inmadura, en su crecimiento (es decir, en sus gastos somáticos). Asimismo, tiene que invertir tiempo y energía en su reproducción, por ejemplo, en buscar y aparearse con un individuo del otro sexo, en la gestación y en el cuidado y alimentación de su descendencia (es decir, en sus gastos reproductivos). La manera en la que cada especie, y cada individuo, resuelve este conflicto entre sus necesidades somáticas y sus necesidades reproductoras en diferentes ambientes ecológicos se conoce como su «estrategia del ciclo vital». Una estrategia del ciclo vital es, por tanto, un conjunto de rasgos coadaptados diseñados por la selección natural para resolver problemas ecológicos específicos (ver, por ejemplo, Bekoff y Byers, 1985). La clasificación de las diversas estrategias del ciclo vital en dos categorías: estrategias de la «r» y estrategias de la «K», constituye un instrumento útil (aunque considerablemente simplista; ver sección 6.4) para estudiar la relación entre diversos rasgos morfológicos, sociales, reproductores, demográficos y ecológicos (la *r* hace referencia a la tasa intrínseca de crecimiento de una población que ha sido liberada de cualquier limitación de recursos y la *K* simboliza el número máximo de individuos de una especie que un determinado hábitat puede sostener). La tabla 6.1 presenta información sobre las diferentes estrategias del ciclo vital que tienden a covariar y que caracterizan a las especies con selección r y con selección K (Daly y Wilson, 1983). A continuación examinaremos la importancia del síndrome de inmadurez en el contexto de las estrategias del ciclo vital. Por síndrome de inmadurez se entiende, en términos generales, la tendencia de los organismos que lo presentan a prolongar la duración del período de inmadurez y, por tanto, del conjunto de rasgos que lo caracterizan.

Mason (1979) define un *esquema* como un modo o estilo característico de la especie de organizar la experiencia y de actuar sobre la información recibida (ver también Mason, 1984). La susceptabilidad de los esquemas a su modificación como consecuencia de la experiencia se puede denominar *grado de apertura* («openness»). Se pueden distinguir tres aspectos diferentes del grado de apertura: el que se refiere a los estímulos que pueden ser efectivos; el que hace referencia a la flexibilidad y versatilidad de las conductas motoras; y el que trata los procesos que tienen lugar entre la recepción de un estímulo y la producción de una respuesta (es

Tabla 6.1.–Características que definen los dos tipos de estrategias del ciclo vital: los estrategas de la «r» y los estrategas de la «K».

Características	*Estratega*	
	«r»	*«K»*
• Descendencia	Mucha	Poca
• Inversión parental en cada cría	Baja	Alta
• Mortalidad infantil	Alta	Baja
• Longevidad	Corta	Larga
• Desarrollo	Rápido	Lento
• Reproducción	Temprana	Tardía
• Tamaño corporal	Pequeño	Grande
• Tamaño de la población	Variable	Estable
• Recursos (distribución)	Heterogénea	Homogénea
• Competición intraespecífica	Débil	Intensa
• Mortalidad (tasa)	Catastrófica	Estable
• Mortalidad (es selectiva?)	No	Sí
• Mortalidad (densidad de población)	Independiente	Dependiente
• Productividad/Eficiencia	Alta Productividad (se maximiza r)	Alta Eficiencia (se maximiza K)

decir, el procesamiento de la información). Como regla general, el grado de apertura es mayor en la fase en la que el sistema está experimentando un desarrollo más rápido, es decir, en las fases más tempranas del desarrollo. Dos conceptos adicionales pueden ser también clarificadores: *plasticidad general* y *sensibilidad especial.*

El concepto de plasticidad general, muy afín al de adaptabilidad, implica la existencia en cualquier animal de un determinado potencial para exhibir o alcanzar resultados o estadios de desarrollo muy diferentes. Esta capacidad varía en relación con la edad, con la experiencia previa y con la filogenia. A pesar de la naturaleza continua del desarrollo, resulta obvio, como se ha mencionado anteriormente, que la cantidad de recursos (de tiempo y energía) que se dedican al desarrollo varía en cada período particular del ciclo vital. Los cambios ontogenéticos (y la plasticidad en el desarrollo) son más acusados en los estadios más tempranos del desarrollo. Este período formativo, en el que los cambios son muchos y rápidos, es el origen de la base sobre la que se sostienen las funciones más importantes del individuo adulto. Este período se completa cuando el individuo alcanza la madurez reproductiva.

El concepto de sensibilidad especial hace referencia al hecho de que existe un estadio más o menos restringido en el desarrollo de un sistema, que a menudo se conoce como un período crítico o sensible, en el que el sistema muestra una susceptibilidad máxima a las influencias ambientales. Ejemplos clásicos de la relación entre el grado de apertura y la edad

son la impronta filial en la respuesta de seguimiento de las aves precoces. Otros ejemplos menos estudiados son las preferencias alimentarias en reptiles, aves y mamíferos, las preferencias de hábitat en peces, anfibios, aves y roedores, las preferencias por ciertos hospedadores en especies de insectos y de aves parásitas y la elección de pareja en aves.

Si la producción de descendientes se acepta como el principal índice del éxito evolutivo de un individuo, cualquier especie debería estar sujeta a una fuerte selección en contra de la evolución de una inmadurez prolongada. Los recursos individuales, en tiempo y en energía, dedicados al desarrollo durante el período prerreproductivo deben considerarse un «costo» si tomamos la eficacia biológica como moneda. Sin embargo, si la inmadurez ha evolucionado bajo la acción de la selección natural a pesar de este costo, lo lógico es que las desventajas se vean compensadas por una ganancia neta en la eficacia biológica. Por tanto, la pregunta es: ¿Cuáles son las posibles ventajas de la inmadurez?

El crecimiento es un beneficio obvio que podría llevar a una prolongación de la inmadurez más allá del tiempo que se requiere para la creación de las estructuras morfológicas esenciales. Un individuo puede desarrollar un fenotipo general más eficaz para explotar los recursos vitales, para evadir a los predadores o para competir con miembros de su propia especie si, al comienzo de su vida, dedica mucha energía al crecimiento físico, a expensas de la reproducción. En muchas especies de mamíferos en las que existe intensa competición entre los machos la norma es que estos alcancen la madurez sexual después que las hembras (es decir, presentan un período de inmadurez más prolongado) (ver capítulo 15). Las hembras, por otra parte, no se quedan preñadas hasta que no han acumulado los recursos suficientes que les permitan producir y cuidar de su prole. Este patrón correlaciona con la tendencia generalizada entre los mamíferos a que las hembras posean un cierto período de esterilidad adolescente.

Para apreciar mejor el valor biológico de la inmadurez se necesita reconocer que el período prerreproductivo constituye sólo un segmento en el ciclo vital completo, es únicamente un elemento de una estrategia adaptativa más general. El período relativamente prolongado de inmadurez aparece asociado con otros rasgos, por ejemplo, un tamaño pequeño de carnada o de la puesta, un intervalo entre nacimientos largo, un cuidado parental prolongado, plasticidad en la conducta y un ciclo vital de mayor duración. Las correlaciones entre estos rasgos sugieren que todos ellos constituyen elementos de una estrategia adaptativa general.

Se han propuesto dos tipos de interpretaciones para explicar la evolución del síndrome de inmadurez: la que se conoce corno la *eficacia del ajuste* y la del *potencial adaptativo.* La primera interpretación, adoptada principalmente por ecólogos y biólogos de poblaciones, resalta la correlación entre el rasgo en cuestión (i. e., la duración del período de inmadu-

rez) y las características específicas y medibles del hábitat (p. ej., la presión de los predadores y la cantidad, distribución y estabilidad temporal de los recursos) en el que la especie se encuentra en la actualidad (y en el que se supone que ha vivido durante muchas generaciones). La cuestión central, en este enfoque, es determinar qué tipo de ambiente es más probable que origine un período de inmadurez prolongado y los rasgos del ciclo vital que aparecen asociados a él. La respuesta más común es que ese ambiente debe ser heterogéneo, pero relativamente estable (es decir, no sujeto a variaciones catastróficas), y en el que los recursos esenciales sean relativamente escasos o puedan utilizarse únicamente empleando habilidades o técnicas de captura muy especializadas. La población se encuentra cercana a su nivel de capacidad máxima y la mortalidad es más probable que dependa de la densidad de población que de factores climáticos o fluctuaciones violentas en el nivel de los recursos vitales (estas son las condiciones que llevan a la selección de las estrategias de tipo K). En estas condiciones, la selección favorece la calidad sobre la cantidad; es decir, se producen menos descendientes, pero éstos son criados y protegidos con mayor cuidado y durante un período más prolongado de tiempo, se les prepara mejor para adaptarse a un régimen de vida en la etapa adulta en el que la competición es muy intensa.

La interpretación del «potencial adaptativo» está interesada en los mecanismos proximales que producen el síndrome de inmadurez y en las características funcionales que le convierten en una estrategia efectiva. Este enfoque comparte con la interpretación de la «eficacia de ajuste» la visión de que el síndrome de inmadurez proporciona una ventaja selectiva en ambientes que son relativamente impredecibles o que requieren soluciones particularmente complicadas por parte del organismo.

Más que considerarse formas categóricas o discretas de selección, los dos tipos de selección (de la r y de la K) se consideran los polos opuestos de un continuo. Cualquier población en evolución experimenta cambios en una u otra dirección del continuo en respuesta a cambios permanentes en el medio. Ahora bien, ¿de qué manera se producen estos cambios? Parece probable que el medio principal de producir movimiento en cualquiera de las dos direcciones del continuo en un número relativamente pequeño de generaciones y sin la necesidad de experimentar cambios estructurales radicales es a través de una modificación del programa de desarrollo. ¿Cuáles son los logros de dichos cambios?

De acuerdo con la interpretación de la «eficacia del ajuste» lo que más importa son las características y requerimientos del medio actual. Hábitats de vida corta y fluctuantes favorecen una inversión parental menor por cada descendiente y la producción de numerosos descendientes, algunos de los cuales, al menos, pueden tener alguna posibilidad de emigrar a hábitats nuevos que sean potencialmente más favorables. Esto se

puede lograr exhibiendo un cambio hacia un crecimiento individual muy rápido, una reproducción temprana, y una tasa reproductiva muy alta (selección de estrategias de la r). Ambientes más estables y menos sujetos a cambios importantes en la disponibilidad de recursos, favorecen una inversión parental mayor por descendiente y una producción de descendientes con capacidades competitivas superiores. Esto se logra con un cuidado parental más prolongado, intervalos más largos entre nacimientos, y las otras características del síndrome de inmadurez (selección de estrategias de la K).

La interpretación del «potencial adaptativo» hace mayor hincapié en las características del nicho que en las características generales del hábitat, y considera el síndrome de inmadurez como una estrategia especialmente ventajosa para individuos que están adaptados a un nicho amplio y que ocupan un hábitat heterogéneo en el espacio y variable en el tiempo. En otras palabras, de acuerdo con esta visión, la consecuencia más significativa del síndrome de inmadurez es proporcionar al individuo una mayor adaptabilidad cuya manifestación principal es la plasticidad de su comportamiento.

¿De qué manera se puede lograr esta flexibilidad? Mason (1979) opina que una posible estrategia es la prolongación de la fase prerreproductiva de inmadurez. La inmadurez constituiría una estrategia «para escapar de la especialización». La consecuencia de la prolongación del período de inmadurez (o, en otras palabras, del retraso en alcanzar el estadio adulto) es que la plasticidad se generaliza y se prolonga. Se supone que estos cambios se lograron a través de funciones reguladoras del genoma, actuando probablemente vía el sistema endocrino. Lo más ventajoso para el individuo sería que el retraso se pudiera lograr de manera selectiva, de forma que se pudiera alcanzar la madurez reproductiva lo más cerca posible de la edad normal. Esto le permitiría obtener los beneficios que se derivan de la plasticidad sin perder nada importante con respecto a su potencial reproductivo.

En los ejemplos clásicos de neotenia en invertebrados y anfibios, la característica importante parece ser un retraso en el ritmo de crecimiento somático en relación con la madurez de las glándulas reproductivas: aparentemente este retraso se consigue sin un aplazamiento del comienzo de la madurez reproductora. En las aves y en los mamíferos, sin embargo, el factor crítico es el retraso en el ritmo de desarrollo del comportamiento más que en el del crecimiento somático. Este grado de apertura generalizada, consecuencia de un retraso general en el desarrollo del comportamiento, no produce ningún logro a menos que se disponga de los medios adecuados para asegurar que los esquemas consigan cierto grado de integridad funcional antes de que sean necesarios para regular transacciones vitales con el medio. Además, los esquemas abiertos preservan un grado mayor de plasticidad a lo largo de todo el ciclo vital. En estas

condiciones, la presión de selección hacia el incremento de las capacidades de captar, procesar y almacenar la información es más intensa. Esta presión de selección trae como consecuencia cambios en el encéfalo, el principal órgano responsable de estas funciones. Los cambios más importantes serán de tipo funcional pero, además, se deberían esperar también cambios en el tamaño (o en la relación tamaño del encéfalo/tamaño corporal), en el crecimiento diferencial de varias regiones del encéfalo (en especial, aquellas implicadas en funciones reversibles como la atención, la motivación y el aprendizaje, que son mediadoras directamente de la relación entre el organismo y las variaciones del ambiente), y un período relativamente mayor de crecimiento del encéfalo. En este sentido, se ha encontrado que en más de 90 especies de mamíferos la mayor duración de la gestación correlaciona con el peso del encéfalo y del cuerpo del recién nacido. Además, en muchos animales el crecimiento del encéfalo continua después del nacimiento y está claramente influido por el ambiente postnatal. Se puede considerar, por tanto, que los cambios en el encéfalo constituyen una consecuencia fundamental de la evolución del síndrome de inmadurez.

6.4. Genes, organismos y ambientes y su papel en el desarrollo y en la evolución

Para el descubridor de las leyes que llevan su nombre, Gregory Mendel, los factores «internos» que llamamos genes constituían las causas de la forma de los organismos. Para el descubridor de la teoría de la evolución por selección natural, Charles Darwin, la acción del mundo «exterior», del medio ambiente, era la causa de la diversidad de formas (fenotipos) que podemos encontrar entre los organismos. En el neo-Darwinismo, el organismo resultaría de la interacción de dos secuencias causales que serían autónomas en su dinámica. Una caricaturización de la posición Darwinista resaltaría la separación de las causas de la variación ontogenética, determinada por factores internos (es decir, los genes), de las causas de la variación filogenética, impuesta por el ambiente externo que actuaría de forma selectiva. La biología clásica post-Darwiniana y post-Mendeliana ha utilizado dos metáforas que transmiten la esencia de esta posición. El proceso ontogenético se considera como el desdoblamiento o traducción de una forma, ya latente en los genes, que requiere únicamente un estímulo inicial en la fertilización y un ambiente adecuado para permitir que el desarrollo «normal» continúe. El medio «plantea el problema»; los organismos proponen «soluciones», y la mejor de ellas será entonces «seleccionada», «decidida», por el medio. El organismo propone; el medio dispone. Algunos evolucionistas modernos como, por ejemplo, Lewontin (1982, 1983) opinan, sin embargo, que estas metáforas no son apropiadas para caracterizar la realidad de lo que ocurre du-

rante la ontogenia y la evolución de los organismos (ver también Lerner y Busch-Rossnagel, 1981; Tobach, 1981; Plotkin, 1982, 1988a).

La tesis alternativa, coherente con el paradigma organísmico y con el contextualista-dialéctico (ver revisión en Colmenares, 1995b, capítulo 6), es que ni los genes determinan a los individuos ni los ambientes determinan a las especies. Más bien, los genes, los organismos y los ambientes se encuentran en interacción recíproca de tal manera que cada uno es tanto la causa como la consecuencia de la acción de los demás. Frente al modelo que contempla al sujeto (el organismo) como objeto pasivo de la acción de factores internos (los genes) y de factores externos (el ambiente), se propone una visión «constructivista» alternativa en la que el sujeto constituye un agente o participante activo en la construcción tanto de su ontogenia como de su evolución (Waddington, 1975; Lewontin, 1982, 1983; Ho y Saunders, 1982; Ho, 1984; Plotkin, 1988b, 1988c; Odling-Smee, 1988; ver también Lerner y Busch-Rossnagel, 1981; Tobach, 1981; Gottlieb, 1976, 1991a; Cairns *et al.,* 1990; Lickliter y Berry, 1990). En la figura 6.1 se muestra el contraste que existe entre las concepciones neo-Darwinistas y epigenéticas de la relación entre el desarrollo y la evolución.

Las adquisiciones estructurales y los mecanismos de desarrollo que caracterizan a un individuo (y a una especie) en una etapa determinada afectan a sus posibilidades de cambio y, en resumen, a la manera en la que se van a relacionar con su medio. Este último no plantea problemas sino oportunidades. Una vez que un organismo ha desarrollado determinadas características fenotípicas (morfológicas, fisiológicas, conductuales y psicológicas), su habilidad para aprovechar diferentes posibilidades de su entorno variará. De acuerdo con el modelo constructivista propuesto por Lewontin (1982, 1983), entre otros, el organismo y el medio coevolucionarían. El medio no pre-existe al organismo: ambos coexisten durante la ontogenia y la evolución. Los organismos serían los productores así como los productos de su medio durante su historia de cambio filogenético, del mismo modo que también serían las causas así como las consecuencias de su desarrollo ontogenético (ver también Odling-Smee, 1988; Plotkin, 1988c).

Waddington (1975, p. 273) postuló la existencia de cuatro sistemas cuya actuación explicaría la evolución de los organismos. Estos sistemas eran el genético, el epigenético, el selectivo natural y el explotativo (ver Plotkin, 1988b, 1988c). Es este último el que puede ser más interesante en el contexto de esta sección porque por sistema explotativo Waddington entendía la capacidad de los organismos de seleccionar, a partir del margen de posibilidades disponibles, los ambientes concretos en los que iban a vivir y, por consiguiente, de tener una cierta influencia sobre el tipo de presión natural selectiva que iban a tener que soportar.

Odling-Smee (1988) ha propuesto una teoría para explicar la coevolución organismo-ambiente. Según esta teoría, los organismos poseen dos

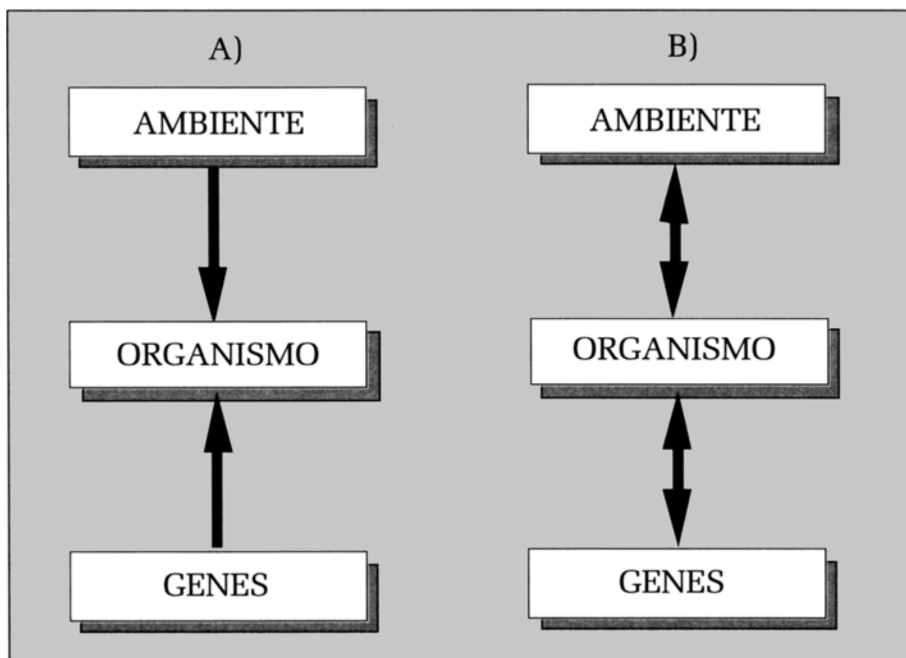


Figura 6.1.–Dos concepciones sobre la relación entre el organismo, el ambiente y los genes. A) Concepción clásica de la teoría neo-Darwinista: el organismo es un objeto pasivo cuyas características ontogenéticas y filogenéticas son determinadas por la acción combinada del ambiente (factores externos) y de los genes (factores internos). B) Concepción organísmica moderna: el organismo también es un agente activo de su desarrollo y de su evolución; todos los niveles desempeñan un papel causal en el desarrollo y co-evolucionan durante la filogenia.

rutas alternativas para maximizar su éxito biológico: la genética y la ecológica. De acuerdo con esta teoría, los estrategas de la r son organismos que invierten principalmente en la ruta genética, maximizando sus esfuerzos por transmitir genes y minimizando cualquier otra alternativa; en cambio, los estrategas de la K son organismos que explotan mucho más la ruta ecológica, invirtiendo en el cuidado parental y reduciendo su fecundidad. Una de las características más importantes que distingue ambas teorías es que en el paradigma propuesto por Odling-Smee (*op. cit.*), la «decisión» del organismo sobre la ruta a seguir para maximizar su éxito biológico no depende sólo de la selección natural (como sostienen los neo-Darwinistas) sino también de las diversas posibilidades que tiene el organismo de modificar activamente las características del ambiente que puede seleccionarle a él y a su descendencia. En efecto, el organismo puede realizar tres tipos de actividades que suponen una construcción de su propio nicho ecológico y del que heredarán sus descendientes. Puede seleccionar su medio (p. ej., en los procesos de selección del hábitat, de migración, etc.), puede modificarlo (p. ej., agotando sus recursos, almacenando alimento, construyendo nidos o madrigueras, etc.)

y puede, a través de mecanismos como el aprendizaje, hacerlo más predecible. Cuando el organismo puede influir activamente en su evolución, a través de estas conductas de construcción del nicho ecológico, la concepción del organismo como un mero «resolvedor» de los problemas planteados por el ambiente, da paso a otra en la que su estatus es el de activo («constructor») de los problemas ambientales que tendrá que resolver.

Gottlieb (1987), en una elaboración de la teoría de Kuo sobre el desarrollo de neofenotipos conductuales (innovaciones conductuales) por el efecto de la experiencia, ha propuesto la tesis de que es el cambio en el desarrollo ontogenético del comportamiento el que conduce, es causante, del cambio a nivel evolutivo. De acuerdo con esta visión, el cambio genético sería una consecuencia secundaria o incluso de tercer orden de los cambios comportamentales duraderos que son producidos por alteraciones no genéticas del patrón de desarrollo típico de una especie. Las innovaciones comportamentales (de origen no genético) que se incorporan al repertorio de un individuo, los denominados «neofenotipos», serían el primer paso en una trayectoria evolutiva que avanzaría secuencialmente de la siguiente manera: un cambio comportamental precedería a un cambio morfológico y éste sería precursor de un cambio a nivel genético (ver fig. 6.2).

La teoría de la evolución de los neofenotipos de comportamiento podría proporcionar una solución a tres importantes problemas aún por resolver en biología evolutiva: 1) las grandes diferencias que existen en la velocidad de evolución entre los vertebrados inferiores y superiores (p. ej., las aves y los mamíferos muestran el mismo grado de diversidad a nivel de caracteres morfológicos que los anfibios y los reptiles, a pesar de que los primeros tienen un origen mucho más reciente). 2) Las diferencias en la velocidad de evolución en las formas más antiguas y más recientes dentro de los vertebrados superiores (p. ej., dentro de las aves, un fenómeno similar se observa entre las canoras, de origen reciente, y otras aves más antiguas). 3) La falta tan patente de sincronía entre la evolución morfológica y la evolución molecular y cromosómica (p. ej., la primera es mucho más rápida que la segunda). Como advierte Gottlieb (*op. cit.*), esta posición es algo heterodoxa pero no hereje, y ha sido apoyada por otros autores, algunos de ellos son reputados biólogos evolutivos de la escuela neodarwinista clásica (p. ej., Mayr, 1963, 1982; ver también Plotkin, 1988b, 1988c). Uno de los escollos más importantes de esta teoría tiene que ver con la necesidad de identificar el mecanismo, o los mecanismos, que explique la transición entre la segunda y la tercera etapa; es decir, de qué modo un cambio morfológico puede conducir a un cambio a nivel genético. Waddington (1975) acuñó el término «asimilación genética» para ese proceso (ver también Ho, 1984). No obstante, estudios recientes están revelando la existencia de ciertos mecanismos por los que el genoma puede ser modificado durante la ontogenia, y los cambios genéticos así

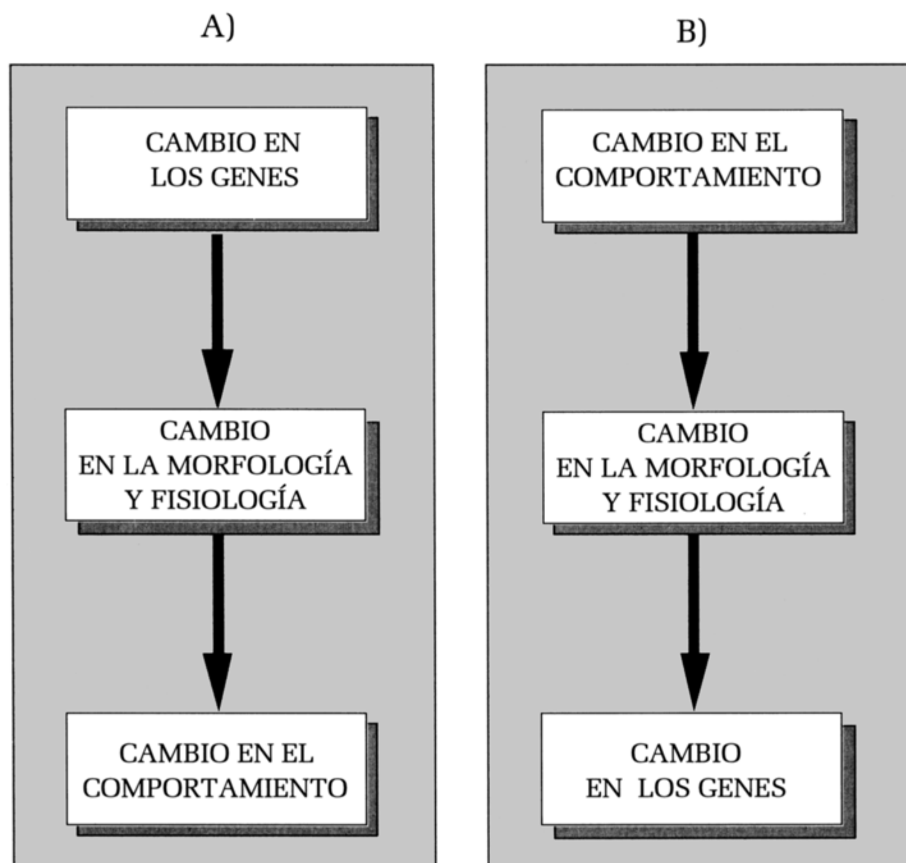


Figura 6.2.–Relación entre los cambios que se producen a tres niveles en el curso de la evolución. (A) La concepción clásica establece una relación causal en la que los cambios a nivel genético preceden a los cambios que se producen a nivel de los fenotipos morfológico y conductual. (B) La teoría de la evolución de los neofenotipos de conducta propone una relación causal inversa. El primer estadio en la secuencia evolutiva sería el de los cambios en el comportamiento. El neofenotipo comportamental desarrollado durante la ontogenia estimularía el establecimiento de nuevas relaciones con el ambiente. En el segundo estadío, las nuevas relaciones que se han establecido con el ambiente harían posible la expresión de ciertas potencialidades morfológicas y fisiológicas hasta entonces latentes. En esta etapa se pueden producir mutaciones somáticas, alteraciones citoplasmáticas, o cambios a nivel de la regulación genética; no obstante, aún no se precisan cambios a nivel de genes estructurales. Finalmente, se alcanza el tercer y último estadío en este proceso evolutivo, el aislamiento geográfico o conductual impide el cruzamiento entre las poblaciones aisladas y, como resultado de ello, se produce un cambio en las frecuencias de los distintos genes (adaptada de Gottlieb, 1987, tabla 1, p. 269).

adquiridos pueden ser heredados por los descendientes. En otras palabras, estos estudios indican que la información adquirida durante la experiencia individual (i. e., los caracteres adquiridos) puede penetrar la «barrera de Weisman» que supuestamente separa las células somáticas

de las germinales y acceder al genoma. Estos resultados se han empleado para modificar la visión tradicional de que la relación entre el genotipo y el fenotipo era de tipo causal unidireccional (i. e., el genotipo causa el fenotipo) a otra en la que dicha relación se considera de naturaleza bidireccional (i. e., el fenotipo también puede alterar el genoma) (ver Temin y Engels, 1984; Cullis, 1984; Steele, Gorzynski y Pollard, 1984; Pollard, 1984; Baker, 1993).

En general, se asume que la capacidad de desarrollar mayor plasticidad comportamental, es decir, de exhibir innovaciones comportamentales (neofenotipos de conducta) está relacionada positivamente con el índice que expresa la proporción entre el tamaño del encéfalo y el tamaño del cuerpo (i. e., el cociente de encefalización de Jerison). Algunos autores han encontrado que este índice también está relacionado positivamente con la velocidad evolutiva de las características morfológicas, lo que añade cierto apoyo empírico a la existencia de la primera transición que se muestra en la figura 2 (ver también Plotkin, 1988c).

6.5. Resumen

La ontogenia y la filogenia son dos procesos históricos. En el capítulo anterior se examinaron las causas inmediatas que podían explicar la naturaleza de los cambios que ocurren en el comportamiento durante la ontogenia. En este capítulo, cerramos el círculo que caracteriza a la aproximación etológica y analizamos las causas últimas del desarrollo. Gracias al aprendizaje, en particular, y a la posesión de propiedades como el grado de apertura, la plasticidad o la sensibilidad al ambiente, en general, los organismos pueden adaptarse mejor a nichos ecológicos caracterizados por su complejidad, inestabilidad e impredecibilidad. No obstante, no todo son ventajas, la posesión de estas capacidades crea también inconvenientes, algunos de los cuales son, por ejemplo, de tipo energético (p. ej., los costos de mantener en buenas condiciones un sistema nervioso central mayor y más complejo y el incremento en la cantidad de genoma que puede estar asociado a estrategias de conducta facultativas). En otras ocasiones, la posibilidad de beneficiarse de la incorporación de información durante la ontogenia conlleva el desarrollo de toda una constelación de estrategias morfológicas, fisiológicas, conductuales y psicológicas que parecen haber sido seleccionadas por nichos ecológicos diferentes, y cuya función parece ser la maximización del éxito biológico de los individuos que explotan dichos nichos. Un aspecto de gran interés es establecer cuál es la relación (causal) entre la ontogenia y la filogenia. Las concepciones más tradicionales han sostenido que el organismo y sus características fenotípicas están determinadas por el ambiente (externo) y por sus genes (internos). Las concepciones epigenéticas más actuales liberan al organismo de este papel pasivo, concediéndole, por el contrario, un

estatus de constructor activo de su ambiente y, por tanto, convirtiéndole en un protagonista importante co-responsable del curso de su evolución. Otra de las concepciones que están siendo sometidas a una revisión más crítica en la última década es la supuesta relación causal unidireccional existente entre el genotipo y el fenotipo. Los resultados de algunas investigaciones recientes comienzan a desafiar algunos de los pilares más sólidos de la teoría neo-Darwinista de la evolución, como por ejemplo el principio de Weisman (i. e., el fenotipo no puede influir sobre el genotipo durante la ontogenia y la filogenia), sustanciando empíricamente concepciones alternativas como la de la asimilación genética de Waddington.

Parte III

LAS CAUSAS ÚLTIMAS DEL COMPORTAMIENTO: ADAPTACIÓN Y EVOLUCIÓN

Capítulo 7

Filogenia del comportamiento

LUIS M. ARIAS DE REYNA

La evolución es el eje central sobre el que gira cualquier aspecto del comportamiento. Por tanto no puede ser considerada de forma aislada y es por ello que, en cualquiera de los capítulos del presente libro, nos estaremos introduciendo en ella. No obstante, parece indicado presentar las bases para comprender, en su justa medida, algunos de los aspectos subyacentes en los procesos evolutivos que se manejan en el estudio del comportamiento animal.

Una definición de evolución, con la complejidad y variedad de aspectos que la componen resulta dificultosa, no obstante, quizás la dada por Dobzhansky y colaboradores (1980) puede considerarse como bastante completa; haciéndolo de la siguiente forma: «La evolución de los organismos constituye una serie de transformaciones parciales o completas e irreversibles de la composición genética de las poblaciones, basadas principalmente en interacciones alteradas con el ambiente. Consiste principalmente en radiaciones adaptativas a nuevos ambientes, ajustes a cambios ambientales que se producen en un hábitat determinado y el origen de nuevas formas de explotar hábitats ya existentes. Estos cambios adaptativos dan lugar ocasionalmente a una mayor complejidad en el patrón de desarrollo, de las reacciones fisiológicas y de las interacciones entre las poblaciones y su ambiente».

Habría que entender cuales son los mecanismos y los motores que subyacen en el proceso evolutivo. De esta forma llegaremos a poder formular explicaciones hipotéticas de la causación ultima del comportamiento observado en los animales, así como diseñar experimentos que nos permitan testar su significado funcional.

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 139-152. 1994.

7.1. Causas del cambio

La ley de Hardy-Weinberg (fig. 7.1) predice la existencia de un equilibrio entre las probabilidad de aparición de los dos alelos de un mismo gen, de forma que si sus probabilidades son p y q se cumple que $p + q = 1$ y que la distribución de los genotipos en la población para esos alelos es igual a la expresión del binomio $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$. Como se puede entender, si se cumple la definición de evolución en la que se establece la existencia de transformaciones en la composición genética de las poblaciones, el equilibrio Hardy-Weinberg no se cumple. Por ello podríamos considerar que el estudio de la evolución es la determinación de los factores que modifican dicha ley, es decir, de los mecanismos que producen cambios en la representación de cada genotipo entre las sucesivas generaciones.

Son diversas las fuerzas (véase fig. 7.2) que determinan los cambios en el equilibrio, unas se han demostrado que actúan con mayor intensidad que otras en la determinación de los cambios evolutivos, pero todas ellas actúan conjuntamente en provocar cambios adaptativos.

Tanto la emigración (fig. 7.2a), es decir el abandono de miembros de la población de partida, como la inmigración (fig. 7.2b) o incorporación de determinados individuos a la población, alteran la proporción de genes de esta. La mutación génica (fig. 7.2c), alterando un gen determinado, provoca realmente un nuevo equilibrio más que un verdadero cambio evolutivo. La reproducción asociativa (fig. 7.2d), consistente en el apareamiento de individuos de forma distinta al azar, tiende a aumentar la proporción

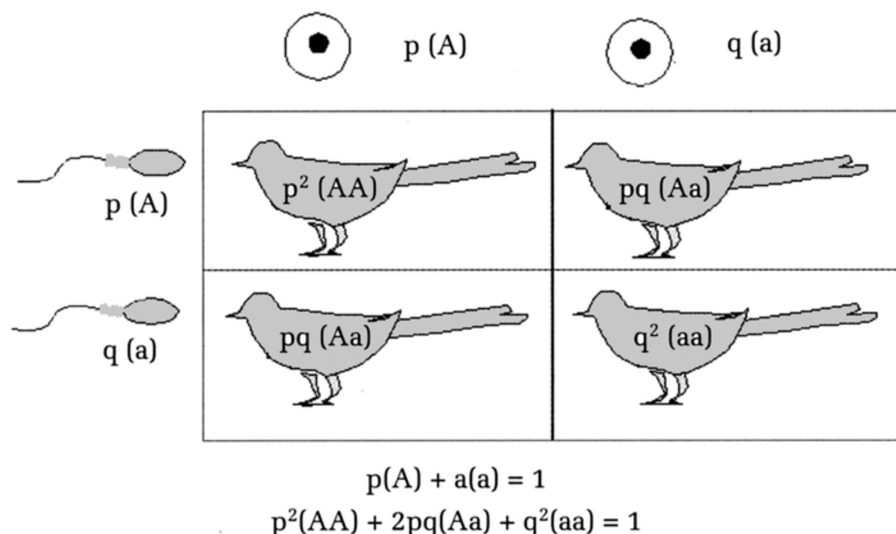


Figura 7.1.–Ley de Hardy-Weinberg.

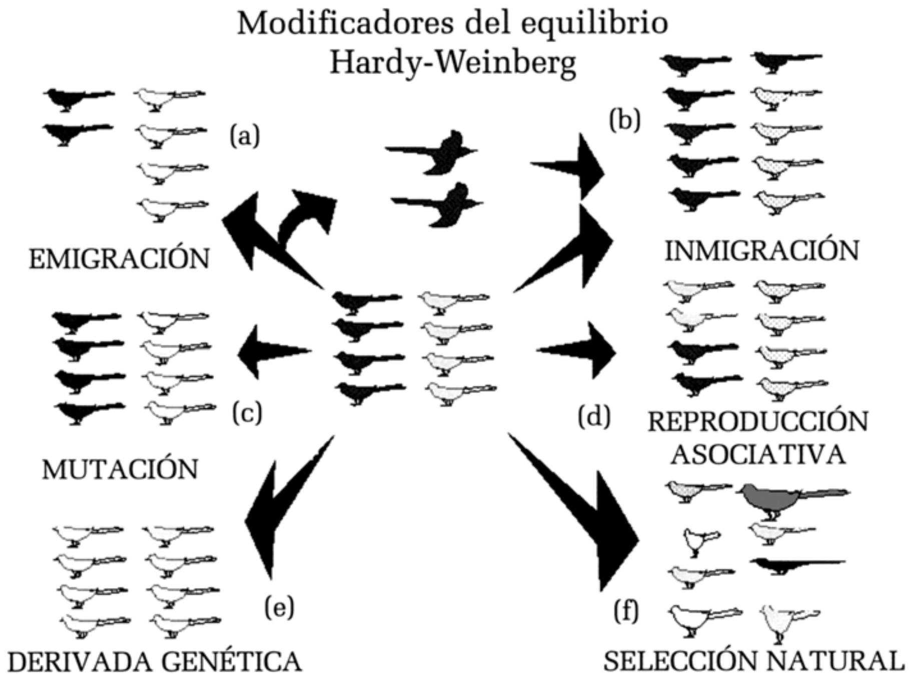


Figura 7.2.–Fuerzas modificadoras del equilibrio Hardy-Weinberg.

de formas homocigóticas cambiando por tanto el equilibrio de la ley de Hardy-Weinberg.

La deriva genética, se caracteriza por la pérdida de determinados genes o la baja representación de algunos genotipos debida al azar en función de una baja representación de individuos en la población, e incluso eliminar un genotipo determinado como ha mostrado Futuyma (1979) (fig. 7.2e).

7.2. Selección natural

La selección natural (fig. 7.2f), actuando sobre el fenotipo de los individuos, incluido su comportamiento, es quizás el factor más importante encartado en modificar el equilibrio. Se basa en el diferente éxito reproductivo de los individuos. Según la teoría de partida, cada gen contribuye de igual forma a la siguiente generación. Sin embargo, los individuos se reproducen diferencialmente, y al ser éstos los portadores de los genes, como consecuencia sus genes si lo hacen diferencialmente. La medida de la cualidad selectiva de los genes, es decir de los portadores de estos, es su éxito reproductivo, conocido como *eficacia*.

La *eficacia* representa un valor que multiplicado por la frecuencia de un gen o genotipo en una generación nos da el valor de la frecuencia

de ese gen o genotipo en la siguiente. La eficacia (véase fig. 7.3) puede, por tanto, variar desde cero, valor que correspondería a no tener ningún descendiente hasta valores superiores a uno, en cuyo caso la frecuencia del gen o genotipo en la siguiente generación sería mayor.

Un concepto relacionado es el de *adaptación* que puede ser considerado como las características residentes en el genotipo de un individuo que determinan un valor alto de *eficacia,* es decir, se consideraría, en nuestro caso, que un comportamiento es adaptativo cuando provee al individuo que lo porta una eficacia al menos igual o mayor a la unidad.

7.3. Genética del comportamiento

Sin embargo debemos conocer cuales son las bases sobre las que actúa la selección natural. Debemos considerar al menos tres cuerpos teóricos claves para entenderlo, las leyes de la herencia, las bases celulares de la heredabilidad y la variación genética.

Mendel en 1865 publicó sus conclusiones sobre la herencia que resumimos en sus dos conocidas leyes:

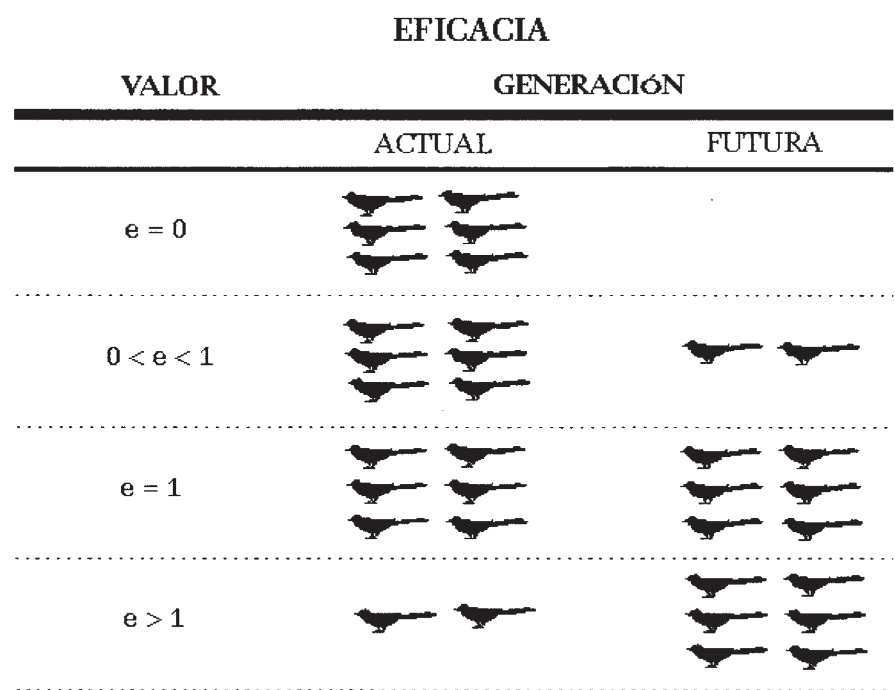


Figura 7.3.–Rango de valores de la eficacia y sus consecuencias en generaciones futuras.

1. Ley de segregación que nos informa que la razón de fenotipos es constante e igual a 3:1 (véase fig. 7.4).
2. Ley de la independencia asociativa que establece que cuando dos o más pares de genes se segregan simultáneamente, la distribución de cualquiera de ellos es independiente de la del otro (véase fig. 7.5).

Hay que tener en cuenta, sin embargo, que estas leyes no son aplicables de forma estricta. Así, por ejemplo, hay rangos de dominancia y recesividad distintos a los completos dados por Mendel, así como la influencia de un gen sobre varios caracteres; interacción de varios sobre el mismo carácter; genes complementarios mutuamente dependientes; aquellos que modifican la expresión fenotípica de otros, etc.

Hemos de considerar también, como cuerpo teórico importante, las bases celulares de la heredabilidad. En la división cromosómica de la meiosis para dar el óvulo o los espermatozoides haploides por cada célula oogénica diploide, pueden ocurrir sucesos de retrocruzamiento que pueden representar importantes cambios en la composición de la población.

Si bien se conoce como mutación cromosómica el retrocruzamiento, sin embargo, la mutación puede ocurrir en un determinado gen por acción de agentes del medio (mutágenos como radioactividad, sustancias diver-

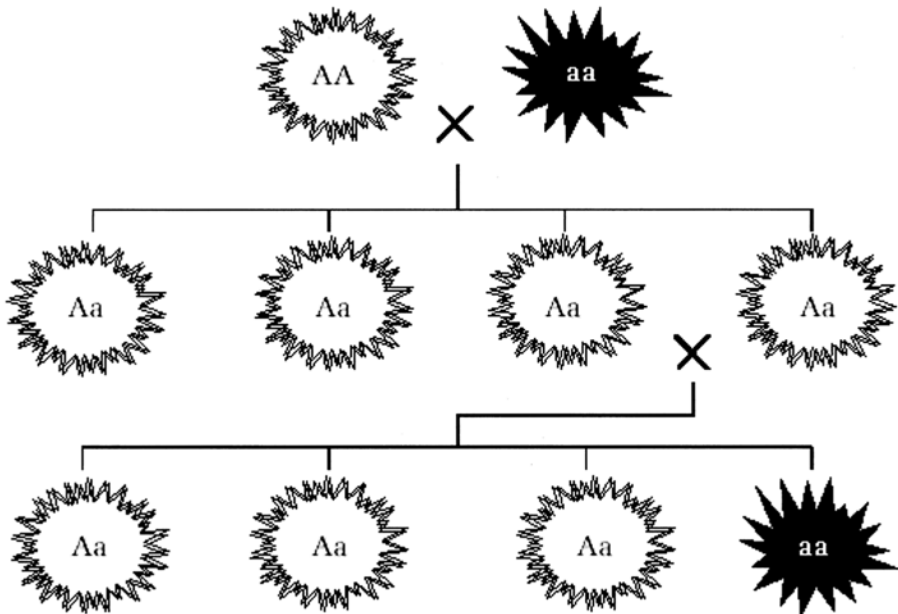


Figura 7.4.–Representación esquemática de la primera ley de Mendel.

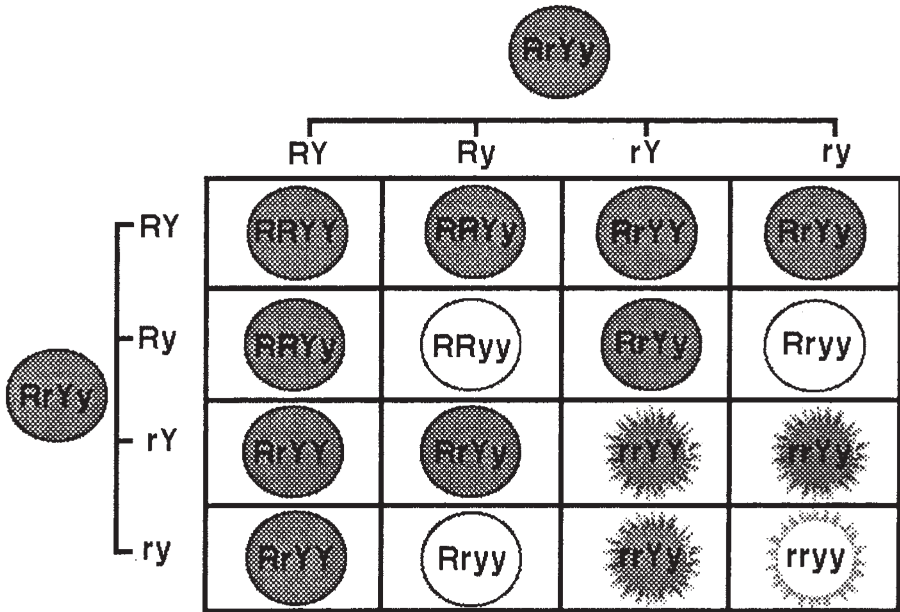


Figura 7.5.–Representación esquemática de la segunda ley de Mendel.

sas, etc.), que ocurriendo al azar y aunque en la mayor parte de las ocasiones suelen ser letales en homocigosis, pueden llegar a condicionar modificaciones genotípicas y fenotípicas importantes.

7.4. Expresión del comportamiento

Se han considerado dentro de las bases para la selección natural diversos aspectos genéticos, pero nos interesa saber cómo afectan y se traducen éstos al comportamiento, así como cuántos genes actúan sobre el comportamiento y cómo está afectada la heredabilidad de éste.

Los procesos de traslado de la información a nivel genético y de ADN hasta el comportamiento son aún desconocidos en gran parte, e incluso las bases fisiológicas que tienen lugar entre el genotipo y el comportamiento resultante. Estos procesos pueden desarrollarse como parte de la epigénesis o interacción entre el programa genético, la experiencia y el medio del organismo. Drickamer y Vessey (1986) recogen diversa información para mostrar los principales componentes que conectan los genes y el comportamiento (fig. 7.6). En general, como se puede observar los genes no determinan directamente rasgos sino que hay etapas entre los segmentos de ADN y las capacidades comportamentales. El genotipo regula la construcción de enzimas que, utilizando los aminoácidos, carbohidratos,

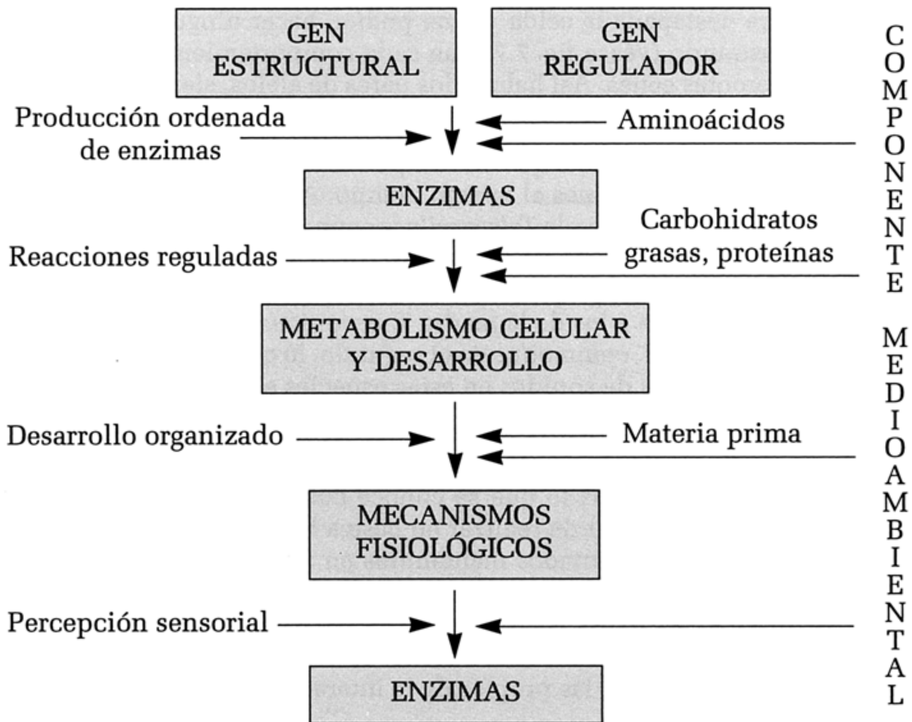


Figura 7.6.–Interacción entre el gen y el comportamiento y factores que intervienen en su expresión.

grasa y proteínas obtenidas del medio e influenciados por el medio ambiente, regulan los ciclos metabólicos propiciando el funcionamiento de mecanismos fisiológicos que, por procesos de percepción sensorial, procesamiento de información tanto interna como del medio ambiente, determinan las respuestas motoras que provocan los comportamientos.

Un ejemplo clásico del control del comportamiento por un gen nos lo brindó Bastock (1956) al estudiar el comportamiento de cortejo de la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster.* Después de cruzar una población salvaje repetidamente con otra mutante amarillo ligado al sexo obtuvo como resultado que los machos del mutante tenían menor éxito en cópulas que los salvajes, ya que estimulaban peor a las hembras pues presentaban una menor proporción de vibración alar que los salvajes. En *Apis mellifera* Rothenbuhler (1964) realizó un ya clásico experimento con un línea que no destapaban la celda ni eliminan las larvas muertas (considerándoseles no higiénicas completas). Cuando estas se cruzan con la línea higiénica, todos los descendientes de la primera generación (f1) son no higiénicas, es decir este carácter es dominante. Cuando la generación f1 se cruzó con la línea parental higiénica se obtuvo que de 29 colonias 9 destapaban la celda pero no eliminaban la larva, 6 no destapaban la celda pero podían

eliminar la larva si era destapada la celda y 8 no podían hacer ninguna de las dos cosas, demostrando (véase fig. 7.7) que cada comportamiento era controlado por diferentes genes. Así habría dos pares de alelos, siendo dominantes los alelos no higiénicos.

Sin embargo, es frecuente que un comportamiento determinado se vea afectado por dos o más genes al mismo tiempo. Así, Bentley y Hoy (1972) encontraron que los híbridos de *Teleogryllus commodus* y *T. oceanicus* tenían sonidos distinguibles de los de sus padres (fig. 7.8), es más según que el híbrido fuese *T. oceanicus* (hembra) *X T. commodus* (macho) o viceversa, los sonidos semejaban a los de la madre *T. oceanicus,* en el primer caso y parecidos a su padre *T. commodus* en el segundo, lo que nos sugiere que la herencia de las pautas de sonidos en estas especies es poligénica.

Determinar que fracción de la varianza observada (base fenotípica) en un determinado comportamiento está causada por las diferencias en herencia (base genotípica) es lo que se conoce como heredabilidad (Lush, 1940). Esta medida, difícil de realizar en base a las diferencias en individuos fuertemente emparentados mantenidos en ambientes muy distintos o por individuos no emparentados mantenidos en idénticos ambientes es, de todas formas, sólo válida para una población en un momento y un medio determinado. Además, la estima de la heredabilidad está sujeta a distintas fuentes de error, las propias de la interacción y de la correlación

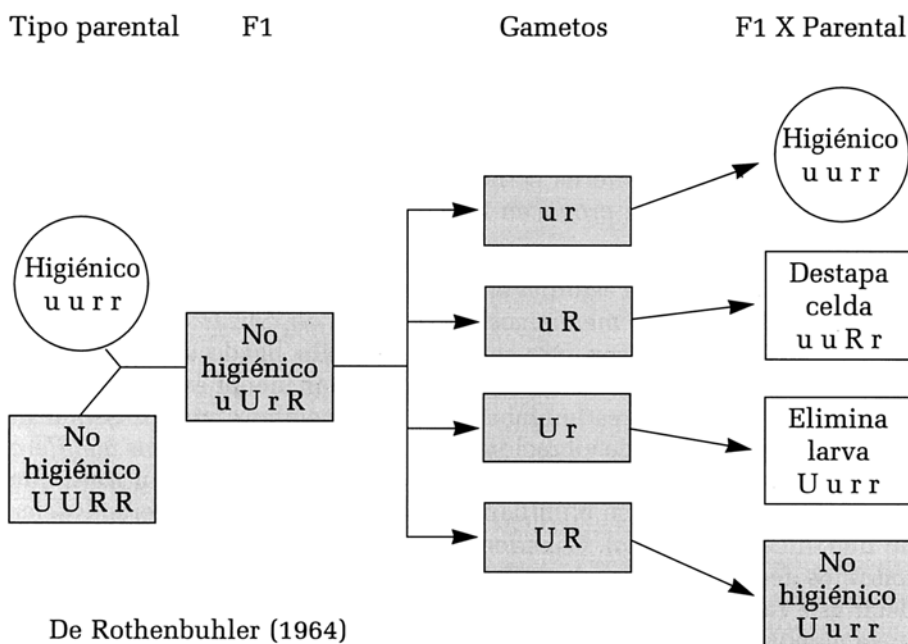


Figura 7.7.–Comportamiento higiénico en *Apis mellifera.*

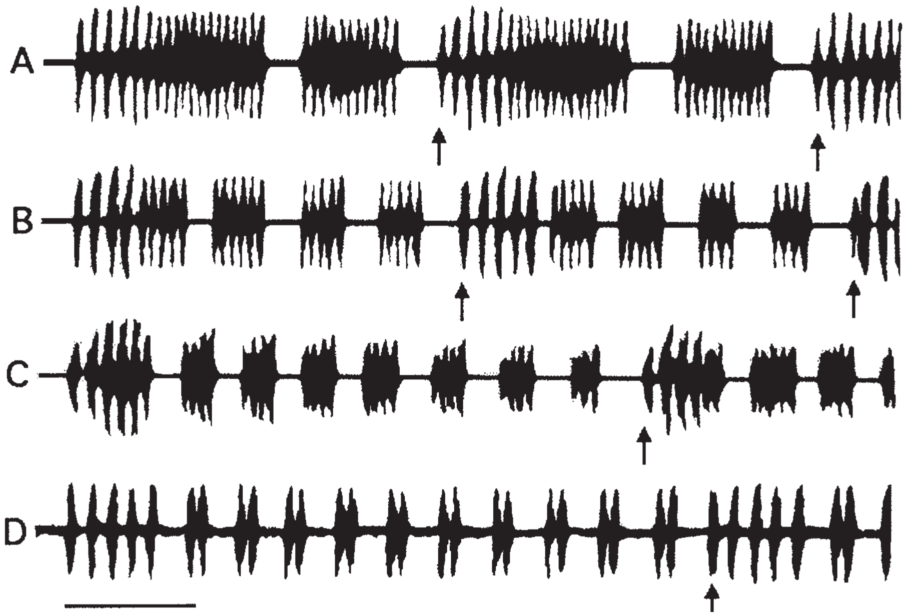


Figura 7.8.–Representación gráfica del sonido de *Teloegryllus oceanicus* y *T. commudus* y sus híbridos.

entre el genotipo y el medio. La primera fuente de error viene dada por la posibilidad de encontrar las diferencias genotípicas sólo en condiciones ambientales particulares, mientras que el error debido a la correlación genotipo-medio nos llega por la distinta elección de hábitats que podrían hacer los individuos para compensar sus defectos genéticos.

7.5. Tipos de selección

La evolución, como hemos visto, está íntimamente ligada al cambio, así, podríamos decir que para cualquier carácter de una población dada, existen unas fuerzas o **selección estabilizadora** que actuando más fuertemente sobre los extremos de su distribución de frecuencias, tiende a mantener la distribución estable (véase fig. 7.9); opuesta a esta selección estabilizador se encuentran las fuerzas motoras evolutivas ya vistas que tienden bien a una **selección direccional** que promueven el cambio de la distribución de frecuencias en base a presiones selectivas diferenciales a lo largo de un gradiente fenotípico, o bien a una **selección disruptiva** con fuertes presiones selectivas sobre caracteres típicos de la población pudiendo incluso llegar a la bimodalidad.

Así si el grado de mimetismo de los huevos del parásito de incubación críalo (*Clamator glandarius*) es determinante de la selección por parte de

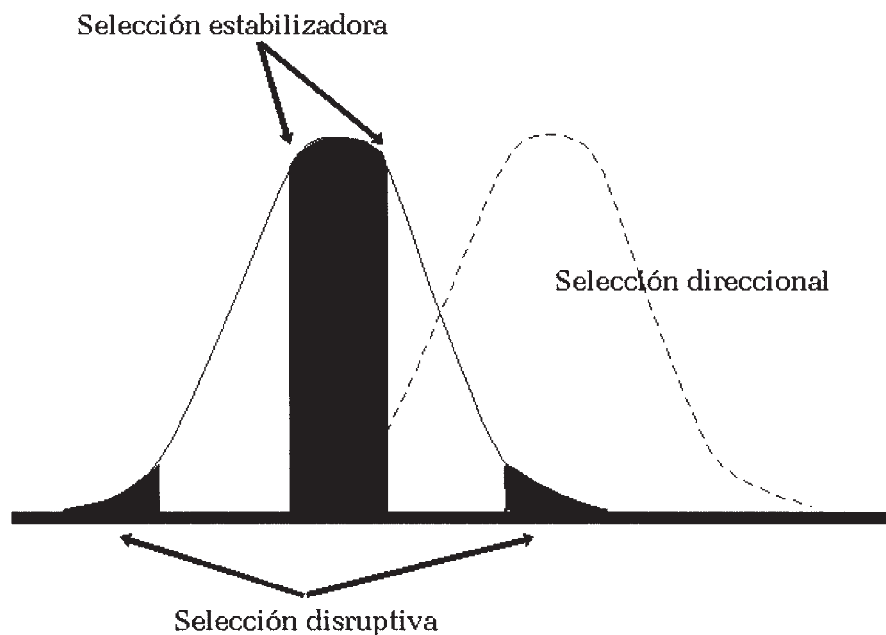


Figura 7.9.–Formas de actuación de las fuerzas selectivas.

su hospedador habitual, la urraca (*Pica pica*), con el resultado de que a mayor mimetismo menor expulsión, habrá una selección direccional que determinará un máximo mimetismo entre los huevos de ambas especies, provocando, de esta forma, que las características morfológicas de los huevos del parásito cambien de media hasta semejarse a la de los huevos de urraca. Por otra parte, si como se ha demostrado (Arias de Reyna e Hidalgo, 1982) existe un aprendizaje, similar al *imprinting*, del sonido por parte del pollo del parásito del emitido por la especie hospedadora y este es utilizado como carácter determinante para la formación de la pareja por parte de los adultos de críalo, habrá una selección disruptiva que propiciará una bimodalidad de la población en el apareamiento.

Como para cualquier carácter morfológico, regido por componentes genéticos, la existencia de comportamientos parecidos entre distintas es-pecies pueden haberse originado bien por **homología**, es decir, por transmisión genética de ancestrales comunes o por **analogía**, como efecto de adaptaciones a similares requerimientos o medios. Sin embargo, existe un sistema de aparición de comportamientos homólogos no dependientes del genoma basado en el almacenamiento en memoria de comportamientos aprendidos de otras especies, como es el caso del aprendizaje de sonidos de otras especies, en cuyo caso los comportamientos son homólogos entre ambas especies aunque no tenga bases filogenéticas comunes.

7.6. Enfoques del estudio de la filogenia

Para el estudio filogenético del comportamiento, dada la carencia casi absoluta de fósiles de comportamiento y sobre todo la dificultad de delimitar líneas evolutivas claras con estos fósiles, se siguen básicamente dos métodos, uno de ellos en base el estudio de la ontogenia a través del estudio de comportamientos, generalmente rudimentales, iguales o similares a los de otras especies emparentadas o primitivas; un segundo método está basado en la comparación entre especies.

La comparación entre especies puede guiarse a través de cuatro enfoques distintos: histórico, funcional, correlacional y predictivo, no pudiéndoseles considerar de forma aislada ya que tienen gran solapación conceptual.

El enfoque histórico se basa en la utilización de especies emparentadas filogenéticamente considerando que aquellos comportamientos que son compartidos por todas o la mayoría de las especies indica que son primitivos, mientras que se considera a los comportamientos simples como ancestrales y los complejos como más actuales. El enfoque histórico, utilizando estos criterios, ha dado ejemplos muy llamativos, ya clásicos, como los realizados por Lorenz (1941; 1958) sobre anátidas, por Lack (1947) sobre el comportamiento alimenticio como base de la radiación adaptativa de los pinzones de las galápagos (véase fig. 7.10), el comportamiento de intercambio de comida durante el cortejo de la familia Empididae (Kessel, 1955), etc.

El enfoque funcional intenta evaluar el significado adaptativo de los comportamientos observados. Así comportamientos muy generalizados han de poseer importantes presiones de selección que lo determinen. Un ejemplo clásico lo tenemos en el estudio de limpieza del nido de la gaviota

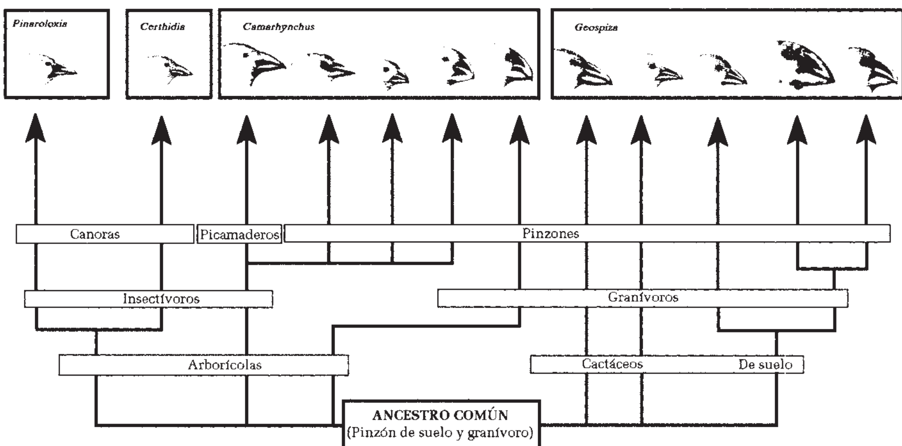


Figura 7.10.–Radiación adaptativa de los pinzones de las islas Galápagos.

Larus ridibundus (Tinbergen, 1963). La limpieza del nido es un comportamiento ampliamente extendido, estereotipado y predecible que evita posibles infecciones a los pollos, la expulsión del nido de las cascaras de los huevos supone también una clara ventaja adaptativa añadida, como se ha demostrado, ya que el ejecutar este comportamiento determina una disminución de la predación, puesto que estos restos son una de las guías usadas por los predadores para atacar los nidos, careciendo de este comportamiento de expulsión de cascaras de huevos otras especies de gaviotas que, por vivir en cortados, los predadores no tenían acceso al nido.

Es evidente que la comparación entre especies nos lleva al enfoque corelacional entre comportamiento y medio en base a la existencia de presiones de selección similares sobre especies no emparentadas en hábitats determinados que llevan hacia la convergencia de comportamientos. Así, el estudio de especies relacionadas que viven en hábitats distintos pueden llevarnos a la obtención de correlaciones entre comportamiento y hábitat. Un claro ejemplo nos lo da Barash (1974) en el estudio de tres especies de marmotas, *Marmota monax*, *M. flaviventris* y *M.* olympus que viven en hábitats distintos mostrando correlación con su comportamiento (véase tabla 7.1), de tal forma que al vivir a distintas altitudes con características del medio diferentes, se correlaciona con determinadas variables sociobiológicas de estas especies.

Tabla 7.1.–Relación entre hábitat (altitud) y comportamientos en tres especies de marmotas (de Barash, 1974).

Especie	*Altitud*	*Edad de Dispersión*	*Sistema*
M. monax	Baja	Año 1	Solitaria (agresiva)
M. flaviventris	Baja	Año 2	Colonial (algo agresiva)
M. Olympus	Alta	Año 3	Colonial (tolerante)

El enfoque predictivo, de aparición reciente, se basa en el principio de la sociobiología que presupone que cuando un comportamiento refleja algunos componentes genotípicos, el animal debería comportarse de tal forma que maximice su eficacia inclusiva. Así, se establecen modelos predictivos de máxima eficacia pudiéndose de esta forma obtener y verificar conocimientos sobre la evolución probable del comportamiento. Un claro ejemplo nos lo proporciona (Barash, 1976) con el estudio de la respuesta del macho hacia el posible adulterio de su pareja en *Sialia currucoides.* Se parte de la premisa que en especies monógamas la eficacia del macho disminuye si la hembra cópula con otros machos, variando la eficacia del macho en función del grado de fertilidad de la hembra, no teniendo ninguna repercusión negativa si se realiza con posterioridad a la puesta (véase fig. 7.11).

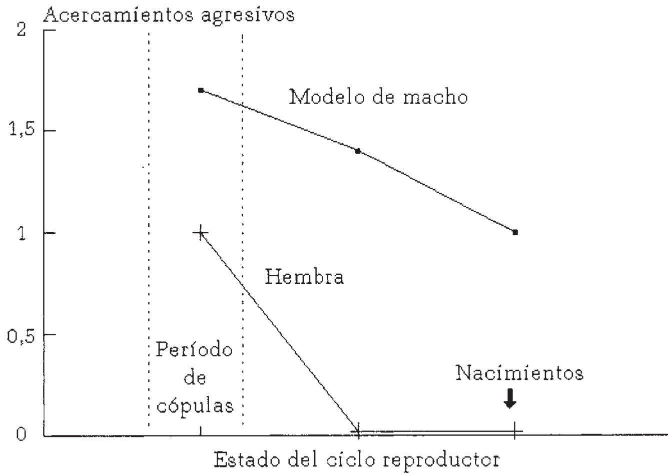


Figura 7.11.–Respuesta del macho de *Sialia currucoides para* evitar el posible adulterio de su pareja.

La realización en un momento dado de un comportamiento u otro, determinado por la historia particular de cada individuo, determina una variación en eficacia para el actor. Así, aquellos animales que elijan el comportamiento que le proporcione la máxima eficacia inclusiva serán los que, con mayor probabilidad, difundirán sus genes en la población y por tanto dirigirán el proceso evolutivo. Por tanto, aparte de los mecanismos analizados, que proporcionan la base física sobre la que actúa la selección natural, el es comportamiento, en primera instancia, el que determina la energía de movimiento así como aporta los carriles sobre los que la evolución marcará y modificará a las especies para su mantenimiento y diversificación.

7.7. Resumen

Por definición, en el estudio del comportamiento va implícito la consideración de los procesos evolutivos subyacentes. Sin embargo, se hace imprescindible tratar, de forma global, los mecanismos y motores que rigen el proceso evolutivo y filogenético en el análisis del comportamiento.

Partiendo de las leyes genéticas que rigen la herencia, se trata, desde como es el proceso de expresión genotípica a través de los factores fisiológicos y ontogénicos que intervienen, hasta cada uno de los aspectos comportamentales que modifican, en su expresión fenotípica, el com-

portamiento. Así se analizan los procesos modificadores del equilibrio establecido por la ley de Hardy Weinberg, como son la emigración e inmigración, la mutación y deriva genética, y la reproducción asociativa y selección natural.

Se profundiza en el efecto de la selección natural que, basado en el diferente éxito reproductivo de cada individuo, y por tanto de la cualidad de sus genes, nos introduce en el concepto de eficacia biológica del individuo y de adaptación.

La evolución entendida como cambio nos lleva a analizar los tipos de selección, desde la estabilizadora, tendente a la no modificación de la población, hasta la direccional y la disruptiva, con efectos modificadores *per se*.

Capítulo 8

Modelos de optimalidad en etología

ALEJANDRO KACELNIK Y CARLOS BERNSTEIN

Los modelos de optimización son herramientas imprescindibles en la investigación etológica contemporánea. Gracias al uso de modelos, podemos establecer una continuidad e interdependencia entre el trabajo empírico y el teórico. Aunque la optimalidad es una perspectiva centrada en el concepto de función, los modelos de optimalidad integran de un modo u otro todos los diversos niveles de análisis que caracterizan a la etología. No presentaremos aquí una compilación exhaustiva de ejemplos sino que revisaremos unos pocos ejemplos con el objeto de transmitir una invitación a un modo de pensamiento que ha ejercido influencia en toda la etología contemporánea.

Aunque la lista de publicaciones basadas en modelos de optimalidad en etología y disciplinas cercanas como la ecología de poblaciones y la etoecología es enorme, el enfoque no es aceptado universalmente por los etólogos. Aquellos que evitan este tipo de modelos teóricos lo hacen por diversas razones, que van desde el temor a las presuntas dificultades técnicas hasta la creencia de que la perspectiva adaptacionista es una práctica dañina que es virtuoso evitar. Esperamos argumentar en contra de ambas actitudes. Las siguientes referencias ofrecen una variedad de puntos de vista: Parker y Maynard Smith, 1990; Krebs y Kacelnik, 1991; Stephens y Krebs, 1986; Pierce y Ollason, 1987; Gray, 1987; Stearns y Schmid-Hempel, 1987; Herrnstein, R. J., 1990, y el lector interesado en una perspectiva balanceada puede obtenerla de estas fuentes.

8.1. Integración mediante el uso de modelos

En capítulos previos se ha enfatizado la diversidad de niveles de explicación en etología. Se ha dicho que ningún fenómeno del comportamiento tiene una explicación única, pues cada conducta reconoce una historia

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 153-179. 1994.

filogenética, una función, mecanismos que la generan y un desarrollo individual. Si cada aspecto del comportamiento puede ser estudiado a tantos niveles y requiere tantas explicaciones, la tarea de la etología puede aparecer apabullante. ¿Cómo decidiremos a qué nivel deberemos formular nuestras preguntas y qué tipo de conocimiento será aceptable como respuesta? Pocos biólogos se hacen estas preguntas de manera explícita, pero la forma de trabajo de cada uno implica ciertas elecciones en este sentido. La gran ventaja de trabajar con modelos de optimización es el forzarnos a hacer consciente la naturaleza de nuestro nivel de análisis y el permitirnos integrar diversos niveles en una misma hipótesis.

Un modelo es, básicamente, una reproducción ficticia de la realidad basada en simplificaciones temporalmente útiles que tratan de conservar los aspectos fundamentales del fenómeno estudiado. Aunque las simplificaciones implican que nuestros modelos son incompletos (son, si se quiere, caricaturas de la realidad), ellas nos permiten organizar nuestras ideas, formular hipótesis y diseñar experimentos para poner estas últimas a prueba. Veamos cómo funciona el proceso en un caso específico.

8.2. Formulación de un modelo matemático

El análisis del número de huevos puestos por las aves en cada nidada es un ejemplo particularmente claro, pues combina problemas comportamentales, fisiológicos, ecológicos y de historia de vida. Partiendo de la premisa darwiniana de que la selección natural favorece a aquellos individuos que contribuyen más descendientes a las siguientes generaciones, surge la pregunta de cómo «decide» un ave cuántos huevos ha de poner en cada intento de reproducción. Veamos una sucesión de posibles interpretaciones.

Una primera idea es que tal vez las aves pongan el máximo número de huevos que pueden producir según la cantidad de alimento disponible para la fabricación de los mismos. En este caso el tamaño de la nidada tiene un explicación inmediata, basada en la ecología alimentaria y la fisiología reproductiva de la especie. Es fácil intuir que si esta hipótesis fuese cierta, si retirásemos huevos del nido en mitad de la puesta, el número total al final de la puesta sería menor que el de otros miembros de la especie que no sufren el mismo tratamiento. En la mayoría de las especies no es esto lo que ocurre. Lo más frecuente es que si se retiran algunos huevos durante la puesta, la hembra compense los huevos desaparecidos a fin de completar la nidada con un número muy cercano al tamaño típico en los nidos no afectados. Esto implica que es inusual que la cantidad de alimento limite el número de huevos que una hembra puede producir, y que por lo tanto nuestra primera hipótesis no provee una explicación compatible con los datos empíricos.

Una segunda hipótesis es que el límite esté puesto por la cantidad de polluelos que, en promedio, pueden ser alimentados en la etapa posterior a la eclosión. Esta explicación difiere substancialmente de la anterior pues, dado que la puesta de los huevos ocurre semanas antes de la eclosión y por lo tanto de la alimentación de los polluelos, un evento posterior (y por lo tanto probabilísticamente determinado en el momento de actuar) sería la causa de un comportamiento que lo precede. Al formular en más detalle este tipo de hipótesis entramos en el ámbito de la optimalidad, y podemos formular un modelo teórico.

El modelo (fig. 8.1) se basa en analizar el número de polluelos que sobreviven hasta dejar el nido e independizarse de sus padres como función del número de huevos puestos. Naturalmente, si cada huevo produjera un polluelo independiente, la selección natural favorecería a los individuos que de un modo u otro consigan poner más huevos por nidada. Los animales deberían usar al máximo sus recursos al tiempo de la puesta y deberíamos observar que si retiramos algún huevo el número final debería disminuir, lo que sabemos no es lo usual. David Lack (1954) puntualizó que como la capacidad de los padres de encontrar alimento para proveer

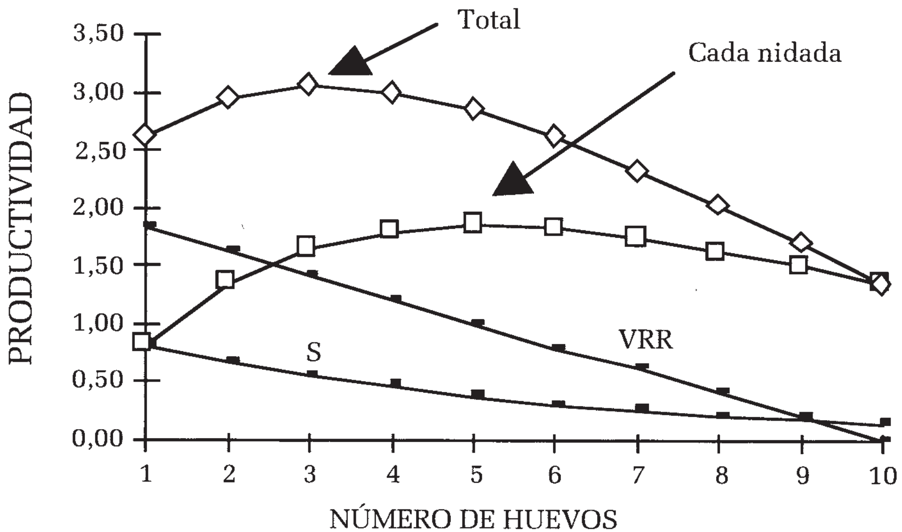


Figura 8.1.–Un modelo teórico sobre tamaño óptimo de la nidada. El eje vertical mide cuatro variables distintas: la probabilidad de cada huevo de resultar en un polluelo que llega a independizarse de sus padres (S); el número de polluelos que llegan a la independencia como función del número de huevos puestos (*Cada nidada*). Esta curva resulta de multiplicar S por el valor correspondiente en el eje horizontal; el número de polluelos a producir en reproducción futura como función del esfuerzo reproductivo en la nidada corriente (VRR, o Valor Reproductivo Residual); el número total de polluelos que llegan a independizarse en el curso total de la vida de la hembra (Total). Esta última curva es la suma de la productividad en cada nidada más VRR. Nótese que debido a la pendiente decreciente de VRR, el máximo de la producción total es menor que el predicho para cada nidada.

a los polluelos no puede ser infinita, la probabilidad de sobrevida de cada polluelo debe depender de cuántos polluelos haya en el nido. Si los padres son capaces de recolectar un máximo de alimento, este máximo deberá ser distribuido entre los miembros de la nidada, y la probabilidad de supervivencia de cada polluelo será menor cuanto mayor sea el tamaño de la nidada. Esto está mostrado como la línea S en la figura 8.1. Para calcular el número de polluelos que sobreviven debemos multiplicar S por el número de huevos en la nidada. Este producto está indicado con la línea «cada nidada» en la figura 8.1. Vemos que esta línea tiene un máximo para un número intermedio de huevos. Un ave que ponga más que este número («óptimo») de huevos terminará con menos hijos pues aunque comience con un número mayor la supervivencia será muy baja. Esta idea es típica de los modelos de optimización, y produce predicciones susceptibles al ensayo experimental.

De acuerdo a este modelo, si tomásemos una cantidad de nidos y la dividiésemos en diversos lotes, de modo de quitarle huevos a algunos nidos y agregarle huevos a otros, dejando un lote como control, deberíamos observar que el grupo control (que tiene el número de huevos que la hembra a «elegido») termina con más polluelos independientes que aquellos que han perdido o recibido huevos. En realidad, lo observado en diversos estudios de campo difiere de esta predicción. Lo más frecuente es que las nidadas a las que se agregó un número pequeño de huevos terminen produciendo más polluelos que los controles y que los nidos con nidadas reducidas. La figura 8.2 muestra los resultados de un estudio de este tipo (Boyce y Perrins, 1987) en el carbonero mayor (*Parus major*), un pájaro cuya biología de poblaciones ha sido muy intensamente estudiada por su inclinación a anidar en cajas artificiales que facilitan las manipulaciones experimentales. Vemos en la figura que el número de puestas más común en el carbonero es de 9 huevos, mientras que las puestas que terminan con mayor número de polluelos son las que han sido incrementadas hasta 12 huevos.

Las predicciones fallaron, pero el modelo de optimización nos ayudó a pensar el problema, diseñar experimentos, y detectar que hay algo que merece ser explicado. Como paso siguiente, nos preguntamos qué factor importante hemos olvidado en nuestro modelo. Es decir, concluimos que el modelo falló, no que los pájaros son incapaces de comportarse adecuadamente.

Una contribución importante fue la extensión del modelo de Lack sugerida por Charnov y Krebs (1974). Estos autores incorporaron el hecho de que el modelo de Lack considera una sola nidada, mientras que lo más frecuente es que las aves se reproduzcan varias veces a lo largo de su vida. Estos autores señalaron que si la reproducción futura (Valor Reproductivo Residual, o VRR) disminuye como consecuencia del mayor esfuerzo realizado en criar una nidada mayor, la productividad a lo largo

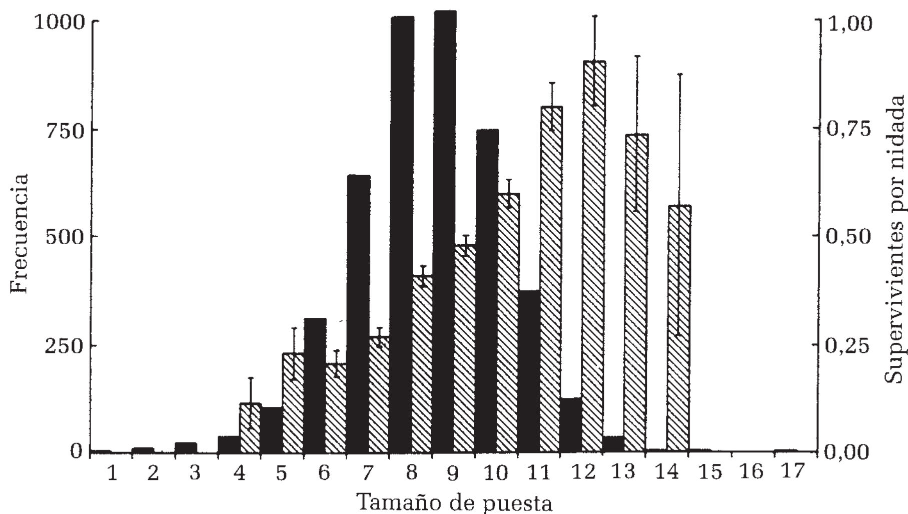


Figura 8.2.–Distribución de frecuencias de los distintos tamaños de puestas para 4.489 nidos de carbonero major (*Parus major*) (barras negras) y número de polluelos que sobrevivieron hasta cumplir al menos un año para cada tamaño de nidada (barras rayadas). El tamaño de nidada más exitoso es de 12 huevos, mientras que el tamaño más común es de 9 huevos, de modo que las hembras en su mayoría ponen menos huevos que lo esperable para maximizar la productividad de cada nidada (de Boyce y Perrins, 1987).

de toda la vida puede tener un óptimo diferente del obtenido al considerar una sola nidada. Para ver esto volvamos a la figura 8.1. La línea VRR muestra el número de polluelos que un ave puede esperar producir en nidadas posteriores como función del número de polluelos que intenta criar en la presente nidada. Vemos que VRR tiene pendiente negativa, es decir, cuanto mayor el esfuerzo actual, menor la expectativa de reproducción en el futuro. Ahora podemos calcular para cada tamaño de nidada posible, el número total de hijos que producirá el ave a lo largo de su vida reproductiva. Este número es simplemente la suma de la productividad por nidada más el VRR, y está indicada como «Total» en la figura. Vemos que el máximo de esta nueva curva queda a la izquierda del máximo anterior, es decir que debemos esperar que el número óptimo de huevos sea menor que aquél que produce la mayor productividad por nidada. Aquellos nidos que tienen unos pocos huevos en exceso deberían producir más polluelos en la presente nidada a costa de disminuir la productividad futura de los padres. Esto explica la «prudencia» de la hembra en poner menos huevos que el óptimo calculado de acuerdo al modelo de Lack.

Hemos visto los pasos lógicos en la construcción de un modelo y qué hacemos cuando fallan las predicciones. Es un comienzo, pero sólo un comienzo. Aún no sabemos la forma precisa de las curvas que entran en el modelo, y por lo tanto no podemos predecir cuantitativamente qué valor

tendrá el óptimo en diversos casos concretos. El nuevo modelo, sin embargo, permite hacer nuevas preguntas, diseñar experimentos para responderlas y avanzar en la formulación de modelos cada vez más detallados.

La optimización del número de huevos tal como ha sido discutida se expresa como una respuesta cercana a la fisiología: el organismo de la hembra produce el número de huevos por nidada que ha resultado en mayor éxito reproductivo en generaciones anteriores. Sin embargo, la misma manera de atacar los problemas es utilizada en fenómenos más típicamente comportamentales. Para ilustrarlo, dejaremos el problema del tamaño de la nidada para preguntamos cómo se organiza el comportamiento de búsqueda de alimento de un ave una vez que ya han nacido los polluelos.

8.3. Los modelos clásicos de forrajeo óptimo

8.3.1. Explotación de parcelas: el teorema del valor marginal

Dejando de lado el número de huevos puestos, examinamos la conducta de un pájaro cuyos huevos han eclosionado y que busca alimento para sus polluelos. Vemos ciertas regularidades. El adulto llega al nido con alimento en el pico, entrega el alimento a su cría, vuelve a partir, llega a algún sitio donde comienza a capturar presas, come algunas y carga otras en el pico, y en algún momento vuela de regreso al nido. En cada viaje trae presas distintas, viaja hacia diferentes sitios de captura, encuentra otras presas, come algo distinto, responde a estímulos circunstanciales tales como la presencia de un peligro súbito, en fin, vemos que, a un cierto nivel de observación, el comportamiento nunca se repite. Estas observaciones nos llevan a reflexionar sobre cuáles son los factores que determinan el comportamiento del ave. Consciente o inconscientemente, no podemos evitar el comenzar a formular un modelo. Puesto que hemos dicho que un modelo es una reproducción ficticia de la realidad basada en simplificaciones temporalmente útiles, veamos qué simplificaciones pueden ser útiles en este caso.

Sabemos, o intuimos, que la supervivencia y el crecimiento de los polluelos depende de la tasa a la que son alimentados, de modo que es beneficioso llevar al nido la máxima masa posible de insectos por unidad de tiempo. En nuestro modelo diremos que el pájaro-modelo se comporta de modo que la tasa de alimento entregada a los polluelos sea máxima. Aunque hemos visto que la distancia entre el nido y los sitios de caza cambian entre viaje y viaje, para simplificar dejamos este aspecto de lado por el momento, y suponemos que todos los sitios están a igual distancia del nido y son igualmente ricos en insectos. Hemos visto que a medida que carga más insectos en su pico, el pájaro se entorpece y cada nueva

presa le lleva más tiempo. Supondremos que este proceso puede ser descrito por una simple función matemática en la que la carga acumulada es función del tiempo de búsqueda en el sitio de caza. Este simple «modelo», o conjunto de premisas simplificadoras, ya sirve de herramienta. El «avemodelo» (un individuo imaginario que siga estrictamente nuestras simplificaciones), organizará su conducta en ciclos regulares. Podemos representar uno de estos ciclos gráficamente. Como en nuestro modelo hemos incluido la hipótesis de que el pájaro deberá maximizar la tasa de energía por unidad de tiempo que entrega a su cría, será conveniente representar el ciclo comportamental en términos de ganancia de energía y tiempo invertido. Esto es lo que vemos en la figura 8.3.

Hasta aquí, el modelo sólo ha tenido un uso descriptivo. El comportamiento del ave ya lo conocíamos, y sólo hemos conseguido formular simplificaciones que reproducen los aspectos más gruesos de nuestro conocimiento previo. El próximo paso es utilizar el modelo para hacer preguntas de interés y para precisar hipótesis sobre las posibles respuestas. La estructura del modelo sugiere ciertas preguntas y excluye otras. No podemos utilizar el modelo para estudiar el proceso de elección de sitio de caza puesto que hemos supuesto que todos los sitios son iguales y están equidistantes del nido. No podemos tampoco utilizarlo para predecir la forma de vuelo (por ejemplo la altitud y velocidad) pues el modelo no incluye referencias a estos aspectos. El modelo sugiere un factor a determinar: el tiempo de captura. ¿Cuánto tiempo se quedará el ave-modelo en cada sitio de caza? Este punto es importante. Todo modelo da prioridad

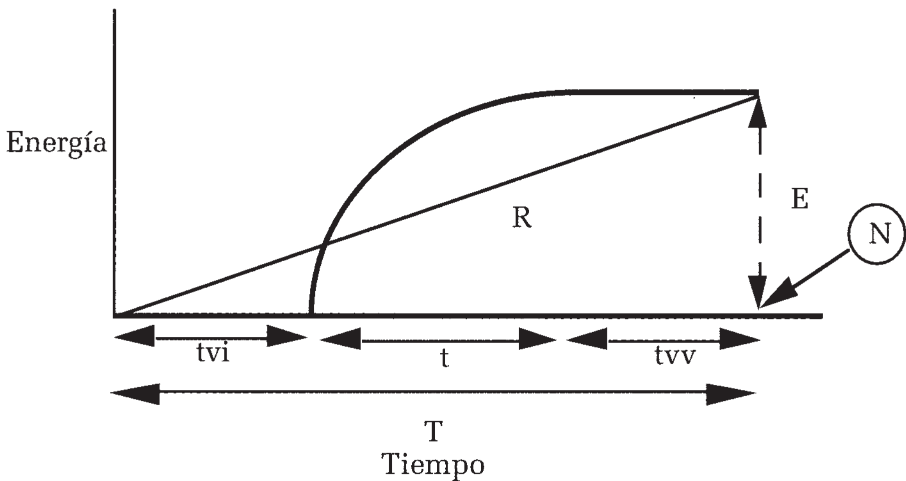


Figura 8.3.–Ganancia de energía debida a la captura de presas en función del tiempo. tvi: tiempo de viaje de ida del nido al sitio de caza; t: tiempo en el sitio de caza; tvr: tiempo de viaje de regreso desde el sitio de caza al nido. El círculo N indica la llegada al nido. Notemos que la recta R está determinada por la ganancia total de energía y por la duración total de cada ciclo.

a ciertos problemas y deja de lado otros problemas tan genuinos como los que incluye. Al diseñar un modelo nuestra visión cambia como cuando encendemos una linterna en la penumbra: dejamos de ver la periferia pero vemos con gran nitidez lo que cae bajo nuestro foco. En otro momento lo que hemos dejado en la penumbra puede ser lo que más nos interese. Por eso cada ejercicio de optimalidad es limitado y ayuda a entender un aspecto circunscrito de la vida de la especie: cada tanto debemos apagar la linterna para reacomodar nuestros ojos a la visión nocturna y quizás encenderla apuntando en otra dirección.

Para formalizar nuestras ideas y buscar una respuesta es conveniente denominar algunos conceptos de forma más compacta. Llamaremos «parcela» a cada sitio de caza, τ al tiempo de viaje de ida y vuelta entre el nido y las parcelas ($\tau = Tvi + Tvv$), y t al tiempo empleado en explotar cada parcela. El modelo sugiere que podemos representar la curva de la figura 8.3 por una función matemática que llamaremos la Función de Ganancia, o G(t), que expresa el alimento (energía) acumulado como función del tiempo pasado en la parcela. El ave-modelo maximiza la tasa de ganancia de alimento. Llamamos a aquello que el modelo maximiza (en este caso la tasa de ganancia) la «moneda» del modelo. Esta tasa se puede describir por la siguiente ecuación:

$$\text{Tasa} = \frac{G(t)}{t + \tau} \qquad (1)$$

La ecuación nos muestra que al crecer t crecen tanto el numerador como el denominador de la expresión. El tiempo de caza «óptimo» en cada parcela será el valor de t que maximiza la ecuación 1. Si la función G(t) es conocida y simple, matemáticamente el problema se reduce a derivar dos veces la ecuación 1 con respecto a t y encontrar el valor de t para el que la primera derivada sea nula y la segunda negativa. Este valor (que llamaremos t^*) será la predicción del modelo. Como para cada valor de t hay un único valor de G(t), predecir t equivale a predecir la carga que el pájaro llevará en cada viaje al nido. Para quienes odian el cálculo el problema se puede ver en términos gráficos en la figura 8.3. Como hemos dicho, la recta R está determinada por la ganancia y el tiempo en cada ciclo. Más precisamente, comparando la figura 8.3 con la ecuación 1 vemos que la pendiente de R es precisamente el cociente entre ganancia y tiempo por ciclo, es decir, la moneda que queremos maximizar. Lo que buscamos entonces es el valor de t para el que la inclinación de la recta es máxima. Una ligera modificación de la figura nos permitirá buscar una solución gráfica.

Observando la redescripción del ciclo de captura en la forma de la figura 8.4, podemos examinar las consecuencias de permanecer tiempos distintos en la parcela. Comenzamos por un animal cuyo tiempo en la parcela es t_a. En este punto, el animal ha acumulado $G(t_a)$ presas. Si el animal dejase las parcelas siempre después de t_a segundos, su tasa de captura

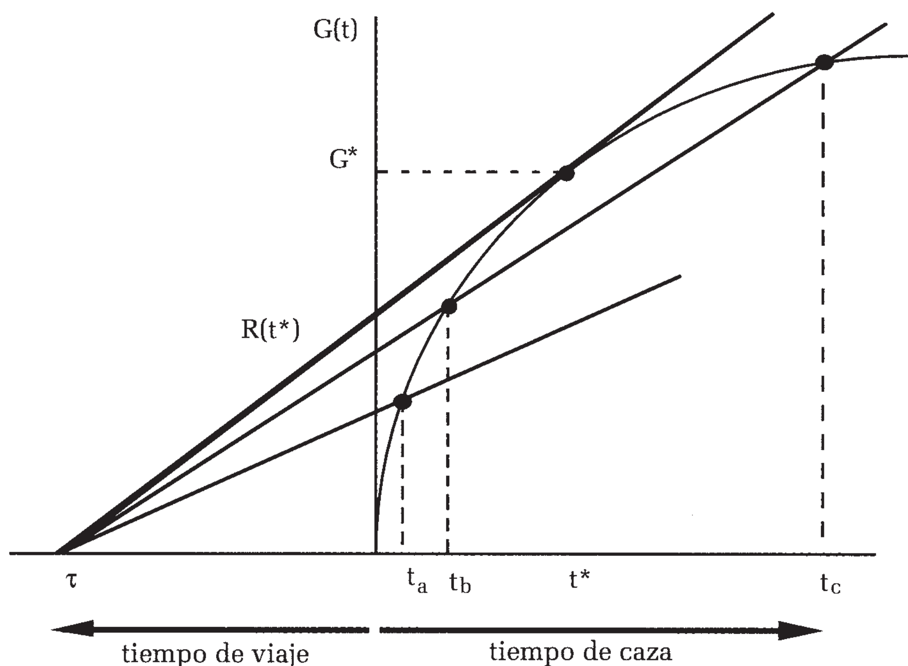


Figura 8.4.–La figura 8.3 ha sido modificada para buscar una solución gráfica al tiempo de caza óptimo. El origen de coordenadas representa el momento de llegada a la parcela. El tiempo total de viaje (ida y vuelta) crece hacia la izquierda del origen. El eje vertical no ha sido modificado excepto en su notación.

sería: $G(t_a)/(t_a + \tau)$. Este cociente es la pendiente de la recta que une el punto que representa el tiempo total de viaje en el eje horizontal, con el punto en la curva G(t) evaluada para $t = t_a$. Lo mismo ocurre con los tiempos de caza t_b y t_c. El momento de partida de cada parcela que maximiza la tasa de ganancia es el valor de t que genera la recta más empinada. La figura muestra que para valores menores o mayores que t las rectas correspondientes serán menos empinadas, y por lo tanto t* es el valor óptimo.

Habiendo encontrado el tiempo de residencia óptimo podemos examinar sus propiedades. Recordemos que la pendiente de R es la ganancia por unidad de tiempo durante un ciclo de caza. La pendiente de la función G(t), su derivada (o «valor marginal» en el lenguaje de los economistas), indica la ganancia que obtendrá en la siguiente unidad de tiempo un consumidor que ha estado un tiempo t en la parcela. Vemos que esta pendiente se hace progresivamente menos empinada a medida que t aumenta. Hacia la izquierda de t*, G(t) es más empinada que R(t*), mientras que hacia la derecha ocurre lo opuesto. El modelo indica que el animal que obtiene la máxima tasa de ganancia a lo largo de todo el ciclo (es decir que maximiza la pendiente de R) se quedará en la parcela mientras la tasa de ganancia instantánea sea superior o igual a la tasa de ganancia

a lo largo del ciclo total. Para t > t* el consumidor estaría perdiendo la oportunidad de iniciar un nuevo ciclo. De acuerdo con la conducta óptima, el valor marginal de G(t) en el momento de abandonar la parcela es igual a la ganancia por unidad de tiempo total, incluyendo el tiempo de viaje. Por este motivo, este modelo es conocido como el «Teorema del Valor Marginal», o TVM (Charnov, 1976a) y el principio en que se basa como el «Principio de la Pérdida de Oportunidades», o PPO (Stephens y Krebs, 1986, ver más abajo).

Un modelo teórico cobra valor cuando es utilizado como una guía para la actividad del científico. Por eso debemos considerar de qué modo puede ser utilizado para avanzar más allá del conocimiento preexistente. En el caso del número de huevos, el modelo dio lugar al experimento de agregar o retirar huevos para examinar la predicción de que el número más común debía ser el más productivo. Aquí, el modelo identifica el tiempo de residencia óptimo tanto para un consumidor que lleva comida a un sitio central como para uno que se mueve de parcela en parcela. Podría esperarse que, aplicando mecánicamente el modelo a una situación natural, fuese posible medir el tiempo de viaje entre parcelas, trazar G(t), y calcular t* para cada situación. La realidad, por supuesto, es muy diferente. Apenas intentemos comparar nuestros datos reales con predicciones, tropezaremos con la magnitud de las simplificaciones introducidas. El animal no encuentra alimento en un flujo continuo como supone la función G(t), de modo que la ganancia en la próxima unidad de tiempo no puede ser anticipada de forma continua en cada instante. Las parcelas no son idénticas ni están homogéneamente distribuidas, de modo que el animal no puede conocer con exactitud la función de ganancia de cada parcela que utiliza. El consumidor puede encontrar parcelas en las que G(t) es más favorable si invierte un tiempo mayor de viaje. Nuestro sujeto interrumpirá esporádicamente la búsqueda de alimento para defender su territorio o para otear la posible presencia de peligros. La realidad desborda al modelo.

Una posible estrategia para superar estos problemas es la de formular predicciones cualitativas. Por ejemplo, de acuerdo al TVM el tiempo de residencia óptimo crece para mayores tiempos de viaje. Esto puede verse contemplando nuevamente la figura 8.4. Si buscamos el tiempo de residencia óptimo para un tiempo de viaje menor que el representado, la nueva recta R será más empinada y tocará a G(t) más cerca del origen de coordenadas. Si el tiempo de viaje es menor, la tasa de ganancia por ciclo será mayor (se pierde menos tiempo en tránsito). Dado que el TVM demuestra que el momento óptimo para abandonar la parcela es cuando la tasa de ganancia instantánea iguala a la ganancia total en todo el ciclo, en un ambiente más rico (con menor viaje) se tardará menos en llegar al punto de igualación. Este tipo de predicción, que llamaremos cualitativa pues no contempla el tiempo de residencia exacto sino el signo de la diferencia

entre diversas situaciones, permite avanzar en la puesta a prueba de las predicciones teóricas. De acuerdo al PPO el valor de las oportunidades perdidas mientras se explota una parcela dada es mayor en un ambiente rico y por lo tanto cuando el tiempo de viaje sea menor se debe ser menos tolerante a un bajo rendimiento.

El estudio realizado por Carlson y Moreno (1981) en la collalba (*Oenanthe oenanthe*) ilustra una puesta a prueba de esta predicción. En la época de cría, los adultos de esta especie viajan repetidamente desde el nido hacia sitios cercanos donde coleccionan un número variable de gusanos que transportan en el pico para alimentar a los polluelos. En cada parcela, a medida que cargan gusanos en el pico, el tiempo necesario para agregar cada nueva presa se incrementa, por lo que la situación tiene las características supuestas por el TVM.

Para analizar el efecto del tiempo de viaje, Carlson y Moreno crearon parcelas artificiales consistentes en recipientes que contenían larvas de insectos. Las parcelas fueron ubicadas a diferentes distancias del nido, y el número de larvas cargadas en cada viaje fue observado mediante telescopios. Como predice el TVM, las cargas transportadas fueron mayores cuando las parcelas estaban más alejadas del nido. Vemos que gracias a las simplificaciones incluidas en la construcción del modelo se pueden predecir aspectos del comportamiento aun cuando no todos los detalles de la situación sean conocidos (por ejemplo, la forma exacta de la función de ganancia sólo pudo ser determinada de forma aproximada).

El uso de modelos de optimización es una empresa abierta. El éxito de la predicción del modelo no demuestra que estos animales son «óptimos», así como un posible fracaso en su confirmación no hubiese demostrado que no lo son. Recordemos que el primer modelo de tamaño óptimo de la puesta predijo valores más grandes que los observados, y esto dio lugar a la modificación del modelo. Lo que podemos concluir cuando el modelo es exitoso –y no es poca cosa– es que el modelo que hemos utilizado tal vez sea suficientemente detallado para capturar aspectos interesantes del comportamiento. Cada constatación de este tipo puede servir de base para estudios más detallados.

En un experimento similar al anterior, uno de nosotros (Kacelnik, 1984) aplicó el mismo modelo al comportamiento de estorninos, *Sturnus vulgaris.* Los estorninos durante la crianza de los polluelos realizan unos 300 viajes de aprovisionamiento por día. En cada uno de estos viajes vuelan hacia un área de campo en la vecindad del nido donde recogen principalmente orugas y larvas de dípteros, que acumulan en cargas de entre una y ocho presas. Las larvas son obtenidas escarbando en el suelo y por eso a medida que la carga aumenta, cada captura tarda más, de modo que, al igual que en las collalbas, la función de ganancia es desacelerada. Los estorninos fueron entrenados a obtener presas en una parcela artificial consistente en

un tubo del que las presas caían a intervalos crecientes. En este caso la función de ganancia G(t) fue generada experimentalmente de forma precisa. Las parcelas artificiales fueron ubicadas a varias distancias del nido, cubriendo el rango de tiempos de viajes experimentados durante el forrajeo natural. Esta situación difiere de la anterior en que como G(t) está completamente especificada, es posible predecir *a priori* el tiempo de residencia que maximiza la tasa de ganancia global (y por lo tanto la carga correspondiente). El número de presas predichas y las recogidas por los pájaros a distintos tiempos de viaje puede verse en la figura 8.5a.

Desde un punto de vista cualitativo los resultados confirman la correlación entre tiempo de viaje y carga transportada predicha por el TVM y observada por Carlson y Moreno. Sin embargo, las predicciones cuantitativas del modelo agregan otros detalles de interés.

Aunque la forma de la gráfica que representa la relación entre carga y tiempo de viaje observada es cercana a la predicha vemos que para tiempos de viaje largos las observaciones están por encima de las predicciones, es decir el modelo predice valores menores que los reales. La predicción cuantitativa nos permite poner en evidencia una diferencia entre la conducta observada y el modelo. Sería erróneo (aunque tentador) concluir que lo correcto es el modelo y que es el animal quien se equivoca. Sabemos que el modelo incluye muchas simplificaciones. Una de ellas es la omisión de toda referencia a los costos fisiológicos de las distintas actividades (Cowie, 1977; Kacelnik y Houston, 1984). Sabemos que volar requiere más energía por unidad de tiempo que caminar buscando alimento en la parcela. Si el animal se queda en la parcela un tiempo mayor que t^*, la tasa bruta de ganancia (ecuación 1) será menor, pero al mismo tiempo también será menor la fracción de tiempo que el animal está en vuelo y por lo tanto el gasto de energía por unidad de tiempo para el promedio de todo el ciclo disminuirá. Otro factor es la actividad de los polluelos, que tiene un efecto similar. Cuando los padres llegan al nido, todos los polluelos se agitan y se esfuerzan en la competencia por recibir el alimento, pero sólo uno suele ser alimentado. Si los padres demoran más tiempo en la parcela la tasa de entrega disminuirá algo, pero la frecuencia con la que los polluelos gastan energía en competir entre ellos también disminuye. Aunque los costos precisos de cada una de estas actividades no son conocidos, es posible utilizar una estimación aproximada de sus valores y deducir en qué dirección cambiarán las predicciones cuando sean tenidos en cuenta. Cuando se incluyen ambos factores el modelo predice mayores cargas y por lo tanto mayores tiempos de residencia. Cuando se incluyeron los costos fisiológicos en el modelo las predicciones se ajustaron mejor a los datos (fig. 8.5b). El ejemplo ilustra otro uso importante del modelo matemático como herramienta de trabajo. Gracias al uso de predicciones detalladas hemos mostrado que las simplificaciones iniciales eran suficientes para entender ciertas tendencias en los datos

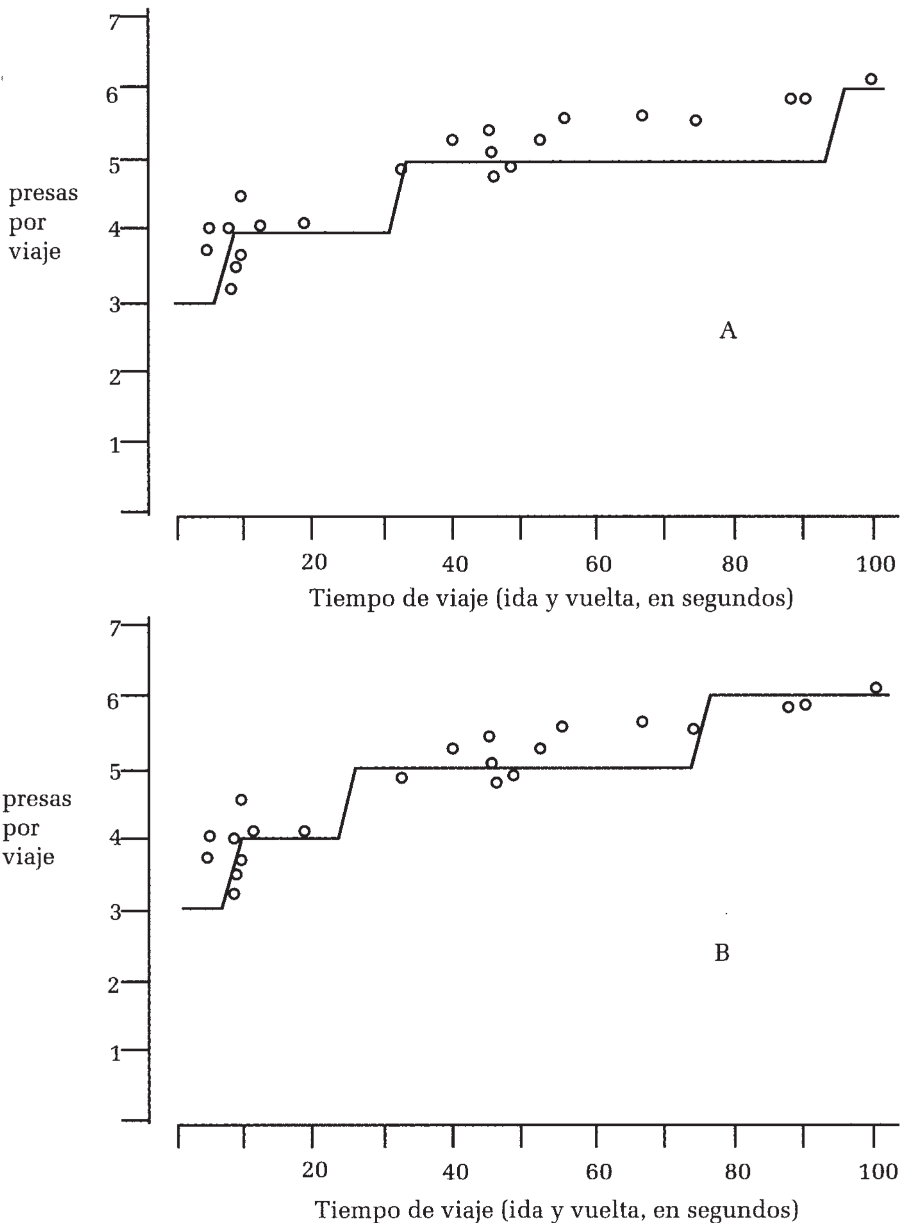


Figura 8.5.–Predicciones y resultados en la puesta a prueba del teorema del valor marginal en estorninos (Kacelnik, 1984). El eje horizontal es el tiempo total de viaje entre el nido y el comedero artificial. Cada punto es el número medio de presas recogidas en el curso de aproximadamente 50 visitas a un mismo sitio y las lineas continuas indican las predicciones de dos versiones del modelo. *A*: predicciones formuladas sin tener en cuenta los costos energéticos diferenciales. *B*: los mismos datos comparados con nuevas predicciones. Aquí las predicciones incorporan el costo energético de vuelo y el costo de activar a los polluelos.

pero no para entender los detalles numéricos. El modelo ha sido tan útil cuando fracasó en predecir los datos como cuando los predijo. La cuestión entonces no es tanto si un modelo es verdadero o falso sino si es útil para orientar el trabajo y el pensamiento o no. Con toda seguridad, por poco que profundicemos en el nivel de detalle con que estudiamos el comportamiento, las simplificaciones actuales volverán a ser insuficientes y el modelo deberá ser modificado.

El TVM, y el principio de oportunidad perdida en que se basa, son más generales que lo aparente. Cuando un animal desarrolla cualquier actividad repetitiva, cuyo rendimiento en cada episodio disminuye progresivamente, puede maximizar el beneficio global obtenido por unidad de tiempo comparando la tasa de ganancia promedio con la tasa que obtiene instantáneamente (en el presente episodio) de la actividad en cuestión. Mientras la tasa instantánea sea mayor que la del ambiente en su conjunto, el animal-modelo ideal persistirá en la misma actividad. Pasado el momento de igualación, si persistiese en la misma actividad obtendría, por unidad de tiempo, una tasa menor que la posible en el resto del ambiente. Estaría, pues, perdiendo oportunidades. El PPO se aplica a la mayoría de los problemas de optimización basados en la maximización de tasas de beneficio. Por ejemplo, si bien en el ejemplo anterior hemos supuesto por razones de exposición que todas las parcelas son iguales y equidistantes del sitio central, aplicando el PPO estas restricciones no son necesarias. Si el animal conoce la tasa promedio en el ambiente, puede obtener el máximo grado de ganancia si abandona cada sitio cuando la tasa en cada sitio visitado cae por debajo del promedio en el ambiente. Una ilustración diferente del PPO es el modelo de selección de dieta, que consideramos a continuación.

8.3.2. El modelo clásico de selección de presas

La cama roja (*Tringa totanus*) es un ave costera que se alimenta en gran medida de lombrices de mar (poliquetos) de la especie *Nereis diversicolor.* A medida que hurga en el substrato encuentra gusanos de diferentes tamaños, pero no todos son incluidos en la dieta. Goss-Custard (1977 a y b) constató que en algunas ocasiones los gusanos pequeños son ignorados y el ave se alimenta casi exclusivamente de los gusanos de mayor tamaño en la distribución natural, mientras que en otras parece indiferente al tamaño de las presas y recoge cada clase de tamaño proporcionalmente a su abundancia. Este escenario nos permite utilizar el enfoque anterior, comenzando por una simplificación conceptual para desarrollar un modelo predictivo. Suponemos que existen dos tipos de gusanos, grandes y pequeños, y que el consumidor los encuentra uno a uno, es decir secuencialmente.

Siguiendo el ejemplo anterior suponemos que la moneda (aquello que el animal debería maximizar) es la tasa de obtención de energía, que escribimos del mismo modo que anteriormente.

$$\text{Tasa} = \frac{G}{T} \tag{2}$$

T es el tiempo total dedicado a alimentarse y G es la cantidad de alimento obtenida durante ese tiempo. Como alimentarse implica dos actividades, la búsqueda de presas y su captura e ingestión, T puede ser subdividido. Decimos que T = Ts + Th, donde Ts es el tiempo de búsqueda y Th el tiempo dedicado a la captura e ingestión.

Para utilizar nuestro nuevo modelo consideramos un ambiente simplificado en el que existen sólo dos tipos de gusanos, grandes y pequeños, cada uno con abundancia y tiempo de procesamiento diferentes. Llamamos λ_1 a la tasa de encuentro de gusanos grandes (es decir el número de gusanos grandes encontrados por unidad de tiempo de búsqueda) y λ_2 a la tasa de encuentro de gusanos pequeños. Ambas tasas dependen de la abundancia de cada tipo de presa. Llamaremos h_1 al tiempo de captura e ingestión de un gusano grande y h_2 al correspondiente a un gusano pequeño.

En un tiempo Ts el ave encuentra λ_1Ts gusanos grandes y dedica $h_1\lambda_1$Ts a su captura e ingestión. El tiempo correspondiente para los gusanos pequeños es $h_2\lambda_2$Ts. Sumando ambos tiempos obtenemos el tiempo total utilizado en manipular alimento,

$$Th = (h_1\lambda_1 + h_2\lambda_2)Ts \tag{3}$$

Si la energía obtenida de cada gusano grande es E_1 y la obtenida de cada pequeño es E_2, la ganancia total será la suma de ambas energías multiplicadas por el número de capturas correspondiente.

$$G = (E_1\lambda_1 + E_2\lambda_2)Ts \tag{4}$$

Sustituyendo las ecuaciones 3 y 4 en la ecuación 2 obtenemos

$$\text{Tasa} = \frac{(E_1\lambda_1 + E_2\lambda_2)Ts}{Ts + (h_1\lambda_1 + h_2\lambda_2)Ts} \tag{5}$$

Dividiendo el numerador y el denominador por Ts para obtener una expresión más simple obtenemos

$$\text{Tasa} = \frac{E_1\lambda_1 + E_2\lambda_2}{1 + h_1\lambda_1 + h_2\lambda_2} \tag{6}$$

La ecuación 6 corresponde a la tasa de obtención de energía si el animal come gusanos de los dos tamaños proporcionalmente a su abundancia, es decir si no es selectivo. Llamamos a esta estrategia Generalista. Si por el contrario, el ave ignora los gusanos pequeños, todos los términos correspondientes desaparecen de la ecuación y la tasa de obtención de energía de un animal selectivo será

$$\text{Tasa} = \frac{E_1\lambda_1}{1 + h_1\lambda_1} \tag{7}$$

Decimos que un animal que rechaza las presas pequeñas y toma sólo las grandes sigue la estrategia Especialista. Para maximizar la moneda, que es la tasa de ganancia, el ave deberá ser Especialista en casos en los que al hacerlo su tasa es mayor que la tasa de un Generalista que toma presas en proporción a la frecuencia con las que las encuentra. Matemáticamente esto se expresa diciendo que el ave debería ser Especialista siempre que el segundo término de la ecuación 7 supere al de la ecuación 6, o sea si

$$\frac{E_1\lambda_1}{1 + h_1\lambda_1} > \frac{E_1\lambda_1 + E_2\lambda_2}{1 + h_1\lambda_1 + h_2\lambda_2} \tag{8}$$

Esta ecuación ilustra las ventajas de usar un lenguaje matemático. Si procedemos a transformar la ecuación sin quitar ni agregar nada obtendremos, al cabo de algunas operaciones de simplificación que recomendamos al lector repetir, que las condiciones para ser Especialista se reducen a

$$\frac{E_1\lambda_1}{1 + h_1\lambda_1} > \frac{E_2}{h_2} \tag{9}$$

Es decir, λ_2 desaparece de la ecuación. En palabras, la ecuación 9 nos dice que si la tasa de obtención de energía de un Especialista es mayor que la energía obtenida por unidad de tiempo durante el procesamiento de presas de tipo 2 (sin consideración de su tasa de encuentro λ_2) estas últimas deberán ser ignoradas (Charnov, 1976b). Hasta ahora hablamos de gusanos «grandes» y «pequeños». La ecuación 9 muestra que el que un tipo de presa sea incluido o no en la dieta depende del valor del cociente E/h, y no sólo E, su tamaño. E/h tiene unidades de energía por unidad de tiempo, y es por lo tanto una tasa de ganancia evaluada durante el tiempo dedicado exclusivamente a una presa dada. Llamamos al cociente E/h característico de cada tipo de presa su «beneficio». Esto nos permite considerar este problema bajo el esquema conceptual del principio de pérdida de oportunidades, como hicimos con el TVM. En el caso de la explotación de parcelas (TVM), el consumidor debe quedarse más tiempo si la tasa de ganancia instantánea en la parcela está por encima del promedio en el ambiente. Aquí vemos que una presa debe ser incluida en la dieta si la tasa de ganancia mientras el predador la consume (E/h) (es decir, excluyendo el tiempo de búsqueda) no es inferior a la tasa de captura promedio obtenida por un especialista que nunca la incluye. *En ambos casos lo que prima es el PPO: si E/h para un tipo de presa es inferior a la taso global de un especialista, que rechaza ese tipo de presa, un animal que dedique tiempo a consumirla desperdiciará la oportunidad de utilizar ese tiempo obteniendo la tasa superior.*

Este modelo también tiene simplificaciones extremas. Una de ellas es que los depredadores pueden discernir instantáneamente y sin errores entre los distintos tipos de presas. Otras simplificaciones importantes que no hemos presentado explícitamente son discutidas en la tabla 8.1. Cambios en estas suposiciones pueden tener una influencia muy grande en las predicciones.

Tabla 8.1.–Hipótesis del modelo de selección de presas.

1.	El tiempo de manipulación (persecución + captura + ingestión) de cada tipo de presa es fijo y no está bajo el control del depredador.
2.	El depredador no puede manipular y buscar presas al mismo tiempo (de lo contrario no necesitaría ser selectivo).
3.	Las presas son reconocidas instantáneamente y sin errores.
4.	Las presas son encontradas secuencialmente y al azar. El tiempo medio para encontrar una presa de tipo i es $1/\lambda_i$.
5.	El costo energético por unidad de tiempo de manipuleo de las presas es similar para los distintos tipos de presas.
6.	Los depredadores maximizan la tasa de obtención de energía (E/T).
7.	El valor de las presas puede ser medido en términos de una dimensión única.

Stephens y Krebs (1986) presentan una evaluación de los resultados obtenidos en diversas aplicaciones de este modelo. Como es usual en el uso de modelos tan simples, los resultados son diversos: en algunos casos se encuentra evidencia a su favor y en otros los resultados son diferentes a las predicciones. Algunos autores aplicaron el modelo a situaciones inapropiadas mientras que otros inteligentemente utilizaron discrepancias entre las predicciones y los resultados para promover investigaciones más avanzadas. Aquí sólo discutiremos como ejemplo el trabajo de Krebs y colaboradores (1977) utilizando el carbonero mayor.

Estos autores estudiaron carboneros alimentados con presas artificiales en el laboratorio. Las presas fueron larvas cortadas de manera de tener dos tipos distintos, que diferían en su beneficio (E/h). Las presas pequeñas estaban cubiertas por un trozo de plástico blanco que aumentaba el tiempo de procesamiento e identificaba el tipo de presa por su color. Un dispositivo presentaba presas secuencialmente (fig. 8.6a). El dispositivo tenía una ventana estrecha detrás de la que corría una correa de transmisión sobre la que pasaban las presas. La distancia entre larvas en la correa era tal que sólo una larva podía aparecer en la ventana a cada instante. El pájaro veía pasar presas de ambos tipos, pudiendo recogerlas o dejarlas pasar mientras la presa estaba bajo la ventana. Debido a la existencia de un cierto tiempo de procesamiento h, característico de cada tipo de presa, si el animal tomaba una, mientras la procesaba perdía la posibilidad de

tomar presas que pasasen durante ese tiempo. El tiempo disponible para decidir si tomar una presa o esperar a la siguiente, y la demora entre presas («el tiempo de búsqueda») eran programables por los experimentadores a través de la densidad de larvas y la velocidad de la correa. Como vemos, este dispositivo reproduce las condiciones supuestas por el modelo, y por

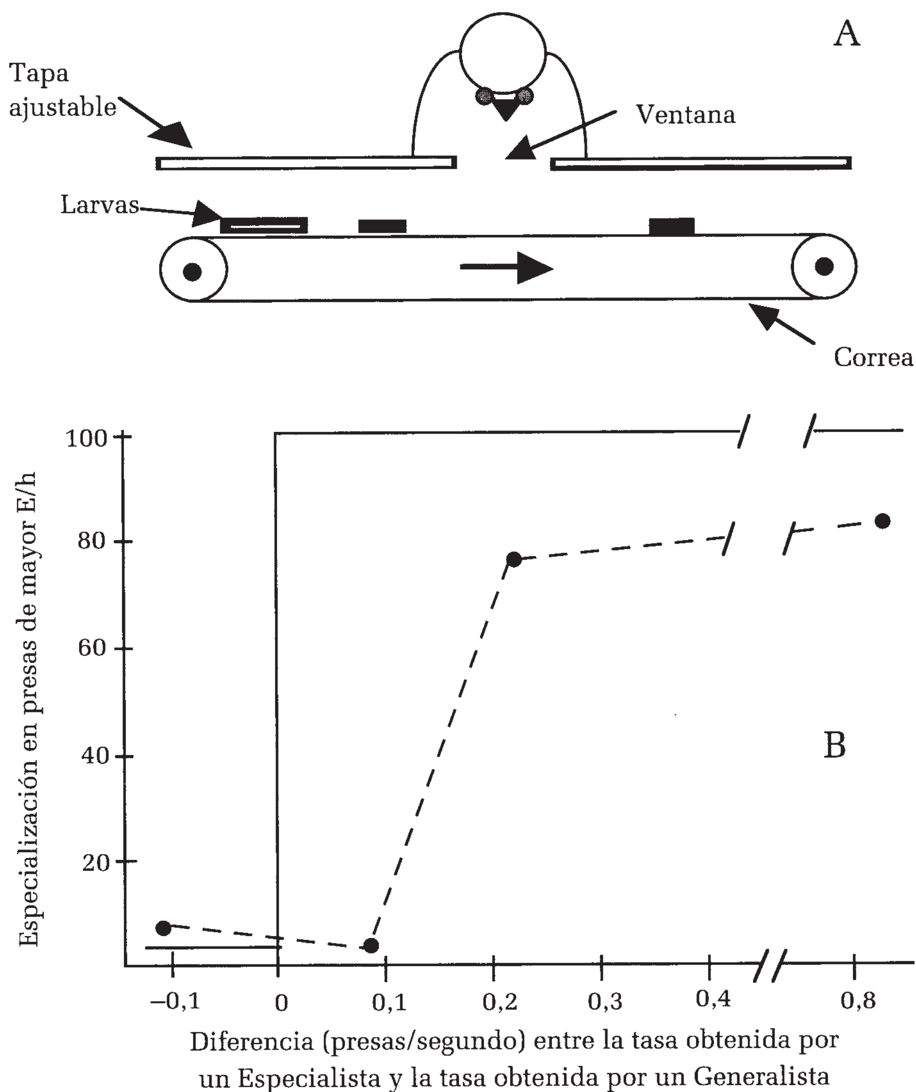


Figura 8.6.–*A*: Dispositivo experimental usado por Krebs *et al.*, 1977. *B*: Resultados para una de las aves estudiadas. El eje vertical indica la preferencia por las presas de mayor beneficio por encima de la expectativa de elección al azar. Un animal Generalista en este eje tendría un valor de cero y un Especialista de uno. La línea continua muestra la predicción del modelo.

lo tanto se puede usar para examinar si la toma de decisiones por estos animales puede ser interpretada a la luz del modelo.

Los resultados (fig. 8.6b) mostraron que cuando las condiciones experimentales (bajas tasas de encuentro con presas de ambos tipos) favorecían la estrategia Generalista, las aves tendían a comportarse como tales. En cambio, cuando la tasa de encuentro de las presas de mayor beneficio era alta éstas eran siempre aceptadas y las presas de beneficio inferior eran en general ignoradas, independientemente de la tasa de encuentro de estas últimas. Estos resultados coinciden con las predicciones del modelo tal como se mostró en la ecuación 9. En términos del PPO, si las presas de alto beneficio son abundantes, un consumidor que toma una presa con bajo cociente E/h estará utilizando tiempo que podría ser utilizado a una tasa mayor, es decir, está perdiendo oportunidades valiosas. Si en cambio, las presas de alto beneficio son escasas, la probabilidad de un encuentro con una presa superior mientras se consume una presa de beneficio bajo es pequeña. Esto explica intuitivamente por qué el modelo predice las condiciones de aceptación o rechazo de las presas de menor beneficio independientemente de su propia tasa de encuentro pero dependientemente de la tasa de encuentro de las superiores.

Al igual que en el ejemplo del TVM, a partir de estos resultados iniciales cualitativamente favorables es importante analizar las predicciones y premisas del modelo en detalle. La desigualdad en la ecuación 9, como toda expresión matemática, es para cada caso cierta o falsa sin valores intermedios. De acuerdo con esto, el modelo predice que la tasa del Generalista será inferior o superior a la del Especialista. Esta perfecta dicotomía en las predicciones ha causado cierta confusión en la literatura, pues algunos autores se ofuscaron con la presunta importancia del así llamado principio del «todo o nada» (Gray, 1986). En los datos experimentales presentados, así como en muchos otros ejemplos, el paso de Generalista a Especialista a medida que la ventaja de la estrategia Especialista crece es gradual, y el rechazo de las presas pequeñas raramente es absoluto (fig. 8.6b). Esto ha sido citado como una refutación del modelo de selección de presas. Esta conclusión es injustificada y se debe a una concepción inapropiada del uso de modelos y a una fe quizás excesiva en los resultados matemáticos obtenidos a costa de simplificaciones extremas. Aunque la desigualdad en ecuación 9 sólo puede ser cierta o falsa, la magnitud de la diferencia entre los valores a ambos lados de la comparación varía gradualmente a medida que cambian los parámetros. Cuanto mayor sea la ventaja de una estrategia sobre la otra, más importante será para el animal seguir la estrategia favorecida y más fácil percibir la diferencia para evitar errores. Por ejemplo, la ecuación supone que los parámetros del problema son fijos. Cualquier variación en alguno de los parámetros requiere una tarea de discriminación y aprendizaje, que será más fácil y más importante cuanto mayor sea la diferencia entre ambos términos

de la ecuación, o, dicho de otro modo, cuanto mayor sea la pérdida de oportunidades mientras se procesa una presa inferior. El efecto será un cambio gradual en la selección de presas (Getty y Krebs, 1985; Getty, 1985, presentan una versión más elaborada del problema de discriminación entre tipos de presas). El punto que intentamos ilustrar aquí es la necesidad constante de mantener una actitud crítica frente a los modelos cuando éstos son aplicados a casos concretos. No existe una receta que permita decidir qué predicciones deben ser consideradas esenciales para la supervivencia del modelo y cuáles son subsidiarias. Ningún modelo matemático puede reemplazar la intuición biológica, y nadie que contemple este tipo de problemas con una actitud crítica va a suponer que la magnitud de la ventaja de una estrategia sobre otra va a carecer de efecto.

El modelo de selección de presas, al igual que el de explotación de parcelas, sirve para conceptualizar problemas de toma de decisiones y para sugerir hipótesis sobre mecanismos del comportamiento, pero contiene, como todos los modelos matemáticos, simplificaciones que lo hacen útil como herramienta temporal, destinada a ser mejorada a través de la investigación experimental utilizando animales reales.

8.4. Limitaciones de los modelos clásicos y técnicas alternativas

Los dos modelos clásicos de la Teoría de Forrajeo Optimo, discutidos más arriba (el TVM y el modelo de selección de presas) tienen limitaciones comunes que merecen ser señaladas. Aquí presentamos algunas de ellas.

i) Unidimensionalidad.

Desde el punto de vista del biólogo evolutivo, la simplificación más peligrosa es la hipótesis sobre la moneda a maximizar. En ambos modelos hemos buscado las decisiones que maximizan la tasa de captura. Esto se basa en una idea implícita: que en la historia de la especie la selección natural ha favorecido a los individuos que organizan su comportamiento alimentario de modo de realizar en cada momento la acción que produce una mayor ganancia energética por unidad de tiempo. Aunque esta hipótesis es útil en muchos casos, no caben dudas de su debilidad. En condiciones en las que los otros aspectos de la realidad son constantes, es razonable suponer que animales que obtengan su alimento más eficientemente tendrán una ventaja, pero otros aspectos de la realidad pueden variar. Por ejemplo, imaginemos un pájaro que enfrenta dos problemas: la búsqueda de alimento y la defensa del territorio. Para detectar la posible presencia de animales que compiten por el territorio debe moverse con

frecuencia de un sitio a otro, mientras que para maximizar la tasa de ganancia de energía debe seguir las predicciones del TVM. Kacelnik *et al.* (1981) presentan una extensión del TVM que incluye estos dos aspectos. En la versión modificada la ganancia no está representada sólo por energía sino también por el valor de la defensa territorial, ambos en unidades de ventaja selectiva o «aptitud darwiniana». En esas condiciones, el tiempo óptimo de explotación de cada parcela es menor que el predicho por el TVM cuando la ganancia es energía solamente. Kacelnik y colaboradores utilizaron nuevamente al carbonero mayor en el laboratorio, creando una situación donde los sujetos obtenían comida de dos parcelas artificiales que ofrecían una función de ganancia preprogramada, de modo que el tiempo de residencia por parcela que maximizaba la tasa de ganancia de energía podía ser predicho en forma precisa, pero donde al mismo tiempo al volar de una parcela a la otra los animales podían controlar la presencia de un intruso territorial. Los animales mostraron tiempos de residencia más cortos en situaciones que simulaban mayor probabilidad de invasión, lo que es consistente con realizar un sacrificio de ganancia energética a cambio de controlar la posible invasión del territorio. Este ejemplo muestra una manera de combinar diferentes dimensiones en términos de una moneda única, pero tiene la desventaja de que las predicciones sobre la magnitud del sacrificio energético predicho al servicio de la defensa territorial deben ser cualitativas puesto que no conocemos el valor funcional del incremento en defensa territorial relativo a la pérdida de eficiencia energética.

ii) Independencia del estado.

Una segunda limitación de los modelos clásicos es que las predicciones no tienen en cuenta el estado (edad, sexo, estado fisiológico, etc.) del sujeto. Basta imaginarse un animal que tiene acceso a dos parcelas que difieren en la tasa de energía obtenible y en el riesgo de ataque por depredadores. Supongamos que una parcela tiene gran densidad de alimento pero está en un sitio muy vulnerable al ataque mientras que la otra ofrece mayor seguridad pero resulta en una baja probabilidad de obtener comida. ¿Cuál debe ser preferida? Una mínima reflexión nos dice que la decisión debe depender del estado del animal: si sus reservas energéticas son muy bajas, para evitar el riesgo de morir de inanición, debe elegir la parcela con mayor densidad de alimento aunque sea peligrosa, mientras que si sus reservas son altas debe elegir la más segura pues el riesgo de no obtener comida no implica riesgo de muerte inmediata.

Debido a la falta de referencia al estado del animal los modelos de maximización de tasa son llamados estáticos: las decisiones no varían tomando en cuenta las condiciones internas. Otras técnicas de modelización, llamadas dinámicas, permiten calcular las decisiones óptimas dependiendo del estado interno.

iii) Determinismo.

La limitación anterior se combina con la cuestión de la predictabilidad, que podemos entender refiriéndonos al principio de la pérdida de oportunidades. Imaginemos un consumidor en una situación en la que encuentra en forma secuencial dos tipos de presas, en condiciones en que la ecuación 9 favorece, en promedio, al especialista que rechaza las presas inferiores. Un sujeto que ignora las presas menos favorables obtiene, en promedio, una tasa de ganancia mayor. La palabra clave aquí es «promedio». Un consumidor que acepta una presa inferior puede perder una oportunidad de utilizar mejor su tiempo, pero si las presas aparecen en una secuencia impredictible habrá ocasiones en las que el Especialista deberá dejar pasar una presa inferior sin que aparezca una superior durante el intervalo que hubiese tomado el procesamiento de la presa perdida. En promedio sobre un período largo estas situaciones serán compensadas, pero si el animal tiene sus reservas muy bajas puede no tener la posibilidad real de esperar a que se realice este promedio a largo plazo. El riesgo de que ocurra una larga serie de encuentros con presas inferiores que son rechazadas sin que ocurra ningún encuentro favorable puede tener un costo mayor que el riesgo de aceptar una presa inferior y por lo tanto empobrecer el promedio. Los modelos anteriores suponían que en el caso de situaciones con cierta impredictibilidad, la conducta más favorable es aquélla que maximiza el promedio, sin consideración del costo de las desviaciones temporales del mismo. Por eso estos modelos se suelen llamar determinísticos.

Los modelos que incorporan la importancia de la impredictibilidad y el costo de desvíos del promedio a largo plazo, son llamados estocásticos. Algunos de estos modelos predicen con exactitud los efectos del riesgo, donde la palabra «riesgo» es entendida como la incertidumbre sobre las consecuencias de una elección. Caraco y colaboradores han estudiado la sensibilidad al riesgo en varias especies y condiciones (ver por ejemplo, Caraco y colaboradores, 1990). McNamara y Houston (1992) han desarrollado el marco teórico de este problema en gran detalle.

iv) Horizonte de tiempo.

Otro factor íntimamente ligado a los anteriores es el problema del así llamado horizonte de tiempo. Los modelos clásicos suponen implícitamente que los consumidores se enfrentan a una tarea de duración infinita. En la práctica la mayor parte de los problemas biológicos están enmarcados en intervalos discretos. Por ejemplo, una ardilla que se prepara para la hibernación debe acumular suficientes reservas antes de que llegue el invierno, o una ave diurna pequeña debe llegar al anochecer con suficientes reservas para pasar la noche. La existencia de horizontes de tiempo limitados puede afectar la forma de muchas decisiones. Volvamos como ilustración al problema de la selección de presas, suponiendo nuevamente

que la tasa de captura en ese ambiente es mayor, en promedio, para un Especialista. Al final del día, un consumidor que encuentra una presa inferior, no tendrá el tiempo necesario para compensar la pérdida inmediata que le causaría el rechazarla, gracias a la captura de hipotéticas presas superiores en el tiempo restante. Para horizontes de tiempo cortos es preferible comportarse como un Generalista.

8.5. Modelos dinámicos. La programación dinámica estocástica

Afortunadamente existen técnicas apropiadas para atacar todas estas complicaciones simultáneamente. Una técnica corriente en eto-ecología contemporánea es la Programación Dinámica Estocástica (PDE) (Mangel y Clark, 1988). Esta técnica, bien conocida en otras disciplinas, fue introducida a la eto-ecología aplicándola al problema del valor de la exploración de fuentes de alimento estocásticas en condiciones de horizontes de tiempo limitados (Krebs, Kacelnik y Taylor, 1978). Imaginemos un sujeto que se enfrenta a dos fuentes de alimento. El sujeto «sabe» que ambas fuentes son estocásticas, es decir que varían aleatoriamente alrededor de un promedio y que una de ellas tiene un promedio más alto que la otra, pero no sabe cuál de ellas es la mejor. ¿Cuánto tiempo debe emplear en explorar ambas fuentes hasta asegurarse con cierta precisión que ha identificado a la mejor? El valor de acumular información depende del tiempo que quedará disponible para explotarlas. Si el horizonte de tiempo es largo el animal debe explorar ambas fuentes hasta conocer con certeza la diferencia entre ambas, mientras que si el horizonte de tiempo es corto es preferible tomar una decisión inmediata sobre la base de información limitada. Para identificar las acciones óptimas en cada momento y en cada estado posible en que un sujeto-modelo puede encontrarse, la PDE utiliza un proceso simple y reiterativo, ideal para ser realizado con ordenadores.

Como introducción detallada y didáctica a la PDE sugerimos la lectura del texto de Mangel y Clark (1988), o la presentación más compacta en Houston *et al.*, 1988. Aquí nos limitaremos a describir sus principales rasgos.

Los modelos de PDE suelen presentar sus predicciones en una tabla que contiene una especificación de las acciones óptimas a ejecutar según el estado del sujeto y el momento en que se toma la decisión. Esta tabla suele llamarse Tabla de Decisiones Condicionales, o TDC. El nombre se debe a que la TDC especifica las acciones óptimas *condicionalmente* al estado del sujeto, a diferencia de los modelos estáticos que hemos descrito. El «estado» a que nos referimos corresponde a los distintos escenarios posibles. Por ejemplo, un animal puede encontrarse en el momento t controlando un territorio, con pocas reservas y sediento, o puede estar sin territorio pero con abundantes reservas energéticas y bien hidratado, y sus

decisiones deben contemplar todas estas variables. Conviene pensar en el estado del sujeto como un vector que tiene tantas dimensiones como el problema considerado. La TDC tiene como dimensiones las mismas que el estado más el tiempo.

Para construir la TDC se divide el problema en intervalos discretos, y se procede desde el final del problema hacia el principio. Al comienzo del procedimiento se postulan los posibles escenarios en el momento final, que llamaremos el tiempo T. Por ejemplo, para un consumidor diurno, postulamos que llega la noche y establecemos el beneficio total (ventaja frente al proceso de selección natural, o adecuación biológica) correspondiente a cada estado posible en ese momento. La adecuación biológica está dada por una «Función Terminal» que depende de tantas variables como dimensiones tiene el estado. La Función Terminal es externa al modelo y se postula sobre la base de información previa. Esta función es el punto de partida para llenar la TDC y para calcular los valores de una segunda tabla con las mismas dimensiones, la Tabla de Adecuación Biológica, o TAB. La TAB contiene la adecuación biológica correspondiente que un sujeto en cada momento del proceso y en cada uno de los estados posibles puede esperar al llegar al tiempo T.

El paso siguiente, habiendo postulado una Función Terminal, es identificar la acción óptima que se inscribirá en la TDC para cada estado posible en el momento inmediato anterior, es decir para $t = T - 1$. Para ello, un programa de cómputo recorre todos los estados posibles en el momento $t = T - 1$ calculando el cambio de estado que resultará (probabilísticamente) de cada acción disponible en el repertorio del sujeto. Como el momento siguiente será T, se elige, para cada estado, la acción que lleva al sujeto al estado de máxima adecuación biológica posible en el momento T de acuerdo a la Función Terminal. Habiendo identificado la acción óptima en cada estado para $t = T - 1$, se puede llenar la TAB para la celda. Para hacerlo se combina el valor correspondiente de la Función Terminal con las consecuencias (en términos de adecuación biológica) de la decisión óptima. El valor en cada celda de la TAB especifica la máxima adecuación biológica posible para un sujeto en ese estado y es la obtenida por un sujeto que toma siempre la decisión óptima.

De ahora en adelante, el proceso es reiterativo. Ubicándose en el intervalo anterior, es decir $t = T - 2$, y en cada uno de los estados posibles, se repite la búsqueda utilizando la TAB en $t = T - 1$ en lugar de la Función Terminal. En cada caso se utiliza la TAB del momento inmediatamente posterior para identificar la acción óptima que especifica la tabla de decisiones condicionales, y se utiliza esta última para calcular la tabla de adecuación biológica del momento actual. La razón por la que el procedimiento va desde el final hacia el comienzo es la economía de cálculo. Al hacerlo de este modo en cada etapa del problema se tiene en cuenta solamente el intervalo siguiente, suponiendo que el sujeto se comportará

óptimamente de allí en adelante. Esto disminuye en órdenes de magnitud el número de cálculos necesarios.

Habíamos visto que los modelos estáticos no muestran la dependencia del comportamiento óptimo con respecto al estado interno. Esta limitación es superada por la PDE. Una de las ventajas de la PDE es la posibilidad de combinar diversos problemas puesto que mide la consecuencia de cada evento en términos de adecuación biológica. En los modelos clásicos la moneda más común es la maximización de ganancia energética o alguna otra tasa (por ejemplo, la tasa de cópulas por unidad de tiempo). Al usar adecuación biológica como moneda, PDE ofrece una manera directa de combinar todas las dimensiones que parecen relevantes.

Mangel y Clark (1988) discuten aplicaciones de la PDE al comportamiento de caza de los leones, la reproducción en insectos parasitoides, las migraciones de organismos planctónicos y el esfuerzo reproductivo en aves.

La gran flexibilidad de los modelos de PDE es también, sin embargo, una debilidad. La flexibilidad de la técnica ofrece la tentación permanente de incluir un realismo creciente, contrariamente a los modelos estáticos en los que la tendencia es a una simplificación máxima. Esto trae dificultades para la puesta a prueba de los modelos. Las predicciones cuantitativas de cada tabla de decisiones condicionales dependen de una multitud de premisas y parámetros. En muchos casos, estos parámetros no se conocen, ni existe una propuesta factible de cómo medirlos. La constatación de las predicciones implica conocer las diversas dimensiones del estado, el horizonte de tiempo, las probabilidades de cada evento y la forma de la función terminal. Como casi nunca tenemos más que una inferencia indirecta de estos valores, los modelos de PDE en general son utilizados para predecir sólo tendencias cualitativas o para explicar *a posteriori* observaciones preexistentes. Esta limitación da lugar a una relación paradójicamente más estática entre la teoría y los datos que en los modelos clásicos. En estos últimos a menudo se hacen predicciones cuantitativas sobre la base de una mayor simplificación, y al comparar las predicciones con el comportamiento real se observan discrepancias, o carencias del modelo, que dan lugar a cambios en las premisas, como hemos visto en los modelos sobre número de huevos, explotación de parcelas o selección de presas. En los modelos clásicos la relación entre la teoría y los datos es conflictiva y dialéctica. En la PDE es más raro que las observaciones refuten un modelo con claridad, pues los modelos tienen mayor adaptabilidad. Su mayor contribución es conceptual y explicativa más que predictiva.

8.6. ¿Qué modelo?

Hemos visto que existen diversos tipos de modelos de optimalidad. Aunque no hemos discutido todas las posibilidades, sabemos que los hay

estáticos y dinámicos, uni o multidimensionales, gráficos o analíticos. En otros capítulos se considera el hecho de que los animales raramente viven aislados y se discuten modelos que permiten estudiar el efecto de las decisiones que otros animales están tomando al mismo tiempo. Lo que tienen en común todos los enfoques de optimalidad es la explicitación de la cantidad que se intenta maximizar, pero la moneda elegida cambia según el interés del biólogo en cada caso. Es tentador preguntarse si un estilo de modelo es mejor que otro, o si existe una manera de decidir cuál es el más apropiado en cada caso. Lamentablemente, no existe una única respuesta a esta pregunta. Distintos autores están en desacuerdo sobre la manera de juzgar distintos tipos de modelos.

En un artículo extremadamente influyente, Levins (1966) discutió la imposibilidad de elegir un modelo que sea, al mismo tiempo, el mejor por su generalidad, realismo y precisión. Para Levins siempre es necesario un compromiso y éste queda a juicio del biólogo. Nosotros compartimos esta opinión. Las ideas de Levins fueron criticadas recientemente por Orzack y Sober (1993), que mostraron que desde el punto de vista lógico formal estos compromisos no siempre existen. El problema, sin embargo, debe centrarse en el uso concreto de los modelos. Las dudas de los biólogos no se reducen a si un modelo es cierto o falso, o a si es más probable que sea cierto o falso que otro, sino a si es el más útil como guía para la acción del biólogo. Para Levins (1966, 1993), más importante que el modelo terminado es el proceso de construcción de modelos. Los modelos, por definición, son diferentes de la realidad, y por lo tanto, a un cierto nivel, «falsos». Pero si en el proceso de formular, poner a prueba y modificar nuestras hipótesis un modelo sirve como cordón organizador de nuestro trabajo, es decir si ofrece un programa de investigación que nos obliga a hacer preguntas razonables y ofrece una manera constructiva de avanzar cuando sus predicciones fallan, el modelo cumplirá una función irreemplazable. Esta visión del proceso científico coincide con la del filósofo Lakatos (1970) y fue discutida en relación al uso de modelos de optimalidad en eto-ecología por Kacelnik y Cuthill (1987) y más recientemente por Mitchell y Valone (1990). De acuerdo a esta perspectiva lo importante es juzgar la práctica real de un programa de investigación y no sólo su idealización. Si una táctica de modelización conduce repetidamente a quienes la practican a elegir el mejor camino para estudiar empíricamente al mundo, un programa de investigación que la utilice será progresivo. Si, en cambio, lo usual es que el modelo sirva para proteger hipótesis teóricas frente a discrepancias con la realidad observada, el resultado será un programa de investigación «degenerado», donde la teoría entorpece el progreso en vez de promoverlo.

Las técnicas de optimalidad ofrecen una herramienta más para llevar adelante el programa de la etología. Su contribución más obvia ha sido en el estudio funcional de la conducta, pero las aplicaciones actuales

son igualmente significativas desde el punto de vista de los mecanismos. Diversos modelos actuales utilizan una estructura híbrida, en la que las capacidades perceptivas y las propiedades psicológicas de los sujetos son incluidas como constituyentes fundamentales de modelos de toma de decisiones (Krebs y Kacelnik, 1991). Esto delimita el objetivo de la modelización pues los modelos híbridos aceptan como premisas o restricciones mecanismos que son a su vez resultado de procesos adaptativos, pero tiene la ventaja de facilitar la interacción entre los modelos y las observaciones, promoviendo una etología más experimental y abierta a otras ramas de la biología.

8.7. Resumen

Los modelos de optimalidad son reproducciones ficticias de la realidad basadas en simplificaciones temporalmente útiles que intentan conservar los aspectos fundamentales del fenómeno estudiado. Las simplificaciones implican que nuestros modelos son incompletos (son, si se quiere, caricaturas de la realidad), pero permiten organizar ideas, formular hipótesis y diseñar experimentos para poner estas últimas a prueba. Todo modelo de optimalidad predice el comportamiento de un sistema complejo sobre la base de ciertas suposiciones sobre su estructura y la hipótesis de que el sistema es («racional» puesto que siempre elige maximizar la misma variable. En biología la hipótesis fundamental (el núcleo teórico) es que el comportamiento puede entenderse como si hubiese sido diseñado para maximizar la ventaja relativa del organismo frente al proceso de selección natural (Aptitud Darwiniana). Esta suposición no se pone a prueba en la investigación empírica etológica, sino que se utiliza para proponer «monedas» intermediarias de maximización tales como el número de hijos, la evitación de depredación, o la eficacia en la búsqueda de alimento. Los modelos de optimalidad son útiles si sus predicciones fallan pues ponen en evidencia lo inapropiado de las premisas utilizadas para crearlos y son útiles si aciertan pues sugieren un marco para la investigación futura. Como todo modelo teórico, los modelos de optimalidad sólo son útiles como parte de programas dinámicos de investigación experimental.

Capítulo 9

Estrategias evolutivamente estables: el juego de la eficacia biológica

MIGUEL ÁNGEL RODRÍGUEZ-GIRONÉS

En el capítulo 8 del presente volumen, Kacelnik y Bernstein exponen la técnica de los modelos de optimización. Estos son los modelos apropiados cuando queremos dilucidar el comportamiento esperado de un animal en situaciones en que el resultado de sus actos no depende de lo que haga el resto de la población. Así, siguiendo con el ejemplo de Kacelnik y Bernstein, cuando un pájaro que forrajea debe decidir si regresar al nido para alimentar a sus crías o continuar en el parche en el que se encuentra, no tiene que preocuparse de lo que estén haciendo los demás miembros de su colonia: si lo que limita su tasa de captura de gusanos es el número de los mismos que lleva ya en el pico, el hecho de que otros individuos acarreen tres o siete gusanos por viaje al nido no tiene repercusión alguna en su tasa de aprovisionamiento.

Sin embargo, en numerosas situaciones el resultado de una acción depende en gran parte de la frecuencia con que se realice dentro de la población. Como veremos, en estos casos el criterio de optimalidad clásico no nos permite obtener la solución del problema: ésta debe cumplir un criterio de estabilidad, no de optimalidad. Ambos conceptos son lógicamente muy similares ya que, tanto en un caso como en el otro, tratamos de encontrar los fenotipos a los que conducirá la evolución por selección natural. La diferencia entre ambos criterios radica en el formalismo matemático que debe emplearse y quedará clara a medida que estudiemos diversos ejemplos. El formalismo que emplearemos nos viene de la teoría de juegos, desarrollada en un principio para ser aplicada en sociología y economía (Von Neumann y Morgenstern, 1953). Utilizado explícitamente por primera vez por Lewontin (1961) para el estudio de la evolución, debemos su difusión en este campo principalmente al trabajo de Maynard Smith (Maynard Smith y Price, 1973; Maynard Smith, 1974; Maynard Smith y Parker, 1976, entre otros). El lector interesado en una presentación rigurosa del formalismo matemático sobre el que reposa la aplicación a

---

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 181-203. 1994.

problemas de evolución de la teoría de juegos deberá referirse a la obra de Maynard Smith (1982), cuya lectura es altamente aconsejable. Nuestro propósito es explicar los conceptos fundamentales, utilizando ejemplos sencillos que proporcionen al lector la familiaridad necesaria para desarrollar sus propios modelos.

9.1. Proporción de sexos: optimalidad y estabilidad

Aunque sin utilizar explícitamente su formalismo, Fisher (1930) fue probablemente el primero en aplicar, en su estudio de la evolución de la proporción de sexos, razonamientos análogos a los que constituyen la base de la teoría de juegos. Hamilton (1967), estudiando el mismo problema, precisó los argumentos cualitativos de Fisher y se dedicó a la búsqueda de «estrategias invencibles», que son totalmente equivalentes a las más conocidas estrategias evolutivamente estables de Maynard Smith y Price (1973), a las que denominaremos en lo que sigue ESS (adoptamos las siglas inglesas –que vienen de *Evolutionarily Stable Strategies*–, ya muy difundidas, para no introducir una nueva notación). En lugar de definir de forma abstracta las ESS, nos parece oportuno introducirlas en el contexto del problema de la proporción de sexos. Para simplificar todavía más las cosas no estudiaremos el caso más general posible, sino que nos concentraremos en un modelo muy sencillo, probablemente poco realista, pero que nos permitirá comprender la diferencia fundamental entre estabilidad y optimalidad. Supongamos que tenemos una especie semélpara en que cada hembra puede poner 20 huevos y cada macho puede fecundar 180. Supongamos además que las hembras pueden decidir cuántos de sus óvulos engendrarán hembras y cuántos machos (esta «decisión» debe depender de un gen presente en un cromosoma somático. Un razonamiento análogo, en el que los machos tomasen la decisión, llevaría a conclusiones idénticas) y que esta decisión no afecta a cuántos de ellos resultan fecundados. A lo largo de todo el capítulo hablaremos de animales que deciden hacer esto o lo otro. Debe quedar claro que no nos referimos en absoluto a decisiones conscientes, ni siquiera a decisiones tomadas como resultado de un proceso mental. En el caso presente, no suponemos que las hembras de nuestra población modelo acuden a un consultorio de planificación familiar ni nada por el estilo. Cada vez que digamos que un animal debe decidir utilizar el comportamiento H si ocurre X, debe interpretarse como: esperamos que la evolución por selección natural moldee a los animales de tal forma que realicen el comportamiento H como respuesta a X, cualquiera que sea el mecanismo (nervioso, hormonal…) que conduzca a la ejecución de H. Hecha esta aclaración, volvemos a la hembra que debe decidir la proporción de sexos entre sus crías. Notamos primero que el número de sus descendientes en la primera generación es, debido a las hipótesis del modelo, independiente de su elección. Así pues, la hembra debe comportarse de tal forma que maximice el número esperado de nietos. Una hembra que

se haya quedado en el capítulo 8 podría razonar como sigue: si cada una de nosotras tiene n crías hembra y $20 - n$ macho, entre todas mis hijas podrán poner $20 \cdot n$ huevos, y mis hijos podrán fecundar $180 \cdot (20 - n)$. Pero los machos no pueden fecundar más huevos de los que haya, y los huevos que pongan las hembras y no sean fecundados no serán viables. Dicho de otra forma: como cada individuo tiene un padre y una madre, el conjunto de los machos engendra el mismo número de crías que el de las hembras. Esto es también cierto, en promedio, para los descendientes de cada hembra (si todas las hembras tienen el mismo número de hijas): si $20 \cdot n > 180\ (20 - n)$, sus hijos engendrarán $180 \cdot (20 - n)$ crías y sus hijas otras tantas (el resto de los huevos no son fecundados). Inversamente, si $20 \cdot n < 180 \cdot (20 - n)$, tanto las n hijas como los $20 - n$ hijos engendrarán $20 \cdot n$ crías. Por tanto, suponiendo que no hay apareamiento entre los descendientes de una misma madre, el número de nietos que nuestra hembra puede esperar tener es

$$2 \cdot \text{Min}\ \{20 \cdot \text{n},\ 180 \cdot (20 - \text{n})\}$$

donde $Min\{x, y\}$ es el mínimo de x e y. No es difícil convencerse (véase la fig. 9.1) de que el valor de n que maximiza el número esperado de nietos es $n = 18$: según este razonamiento, cada hembra debería tener 18 crías hembra y 2 macho, ya que así todos los huevos podrían ser fecundados

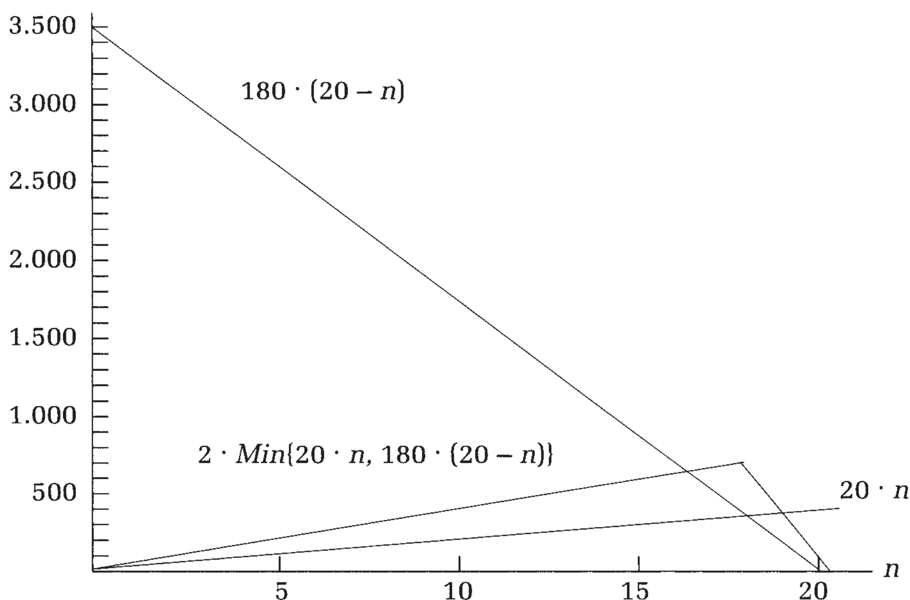


Figura 9.1.–El número de huevos que pueden poner las hijas de una hembra, ***20 · n***, es una función creciente del número de hijas, *n*. Por el contrario, el número de huevos que pueden fecundar sus hijos, ***180 · (20 – n)***, es una función decreciente de *n*. Cuando todas las hembras de una población tienen el mismo número de hijas, el número de nietos que deben esperar tener, **2 · Min{20 · n, 180 · (20 – *n*)}**, es máximo para ***n* = 18**.

sin que quedase ningún macho ocioso. ¿Por qué es erróneo este razonamiento? Muy sencillo, porque la hembra no se ha dado cuenta de que nada obliga a las demás a comportarse como ella. Supongamos que tenemos una población en la que todas las hembras han cometido el mismo desliz: de sus 20 crías, 18 son hembra y 2 son macho. ¿Qué pasaría si, en el seno de dicha población, apareciese un tipo distinto de hembra que sólo produjese machos? Para empezar, algunos de los machos no lograrían reproducirse o, al menos, no fertilizarían las nueve hembras que les correspondían en la población original. (Supongamos que cada macho dispone de 180 unidades discretas de espermatozoides y que cada unidad puede fecundar un único óvulo. Entonces, desde el momento en que la proporción de machos a hembras es mayor que 1:9, la razón de unidades de espermatozoides a óvulos es mayor que 1:1. Es decir: sobran espermatozoides). Para no complicar necesariamente el problema, nos concentraremos en el momento en que aparecen los primeros individuos mutantes. Si la población es grande y la inmensa mayoría de las hembras sigue produciendo machos y hembras en proporción 1:9, cada macho fertilizará, en promedio, 180 óvulos (en realidad, el promedio será ligeramente menor –180 sólo es el promedio para una población infinita). Siempre y cuando el número de descendientes de un macho no esté correlacionado con el tipo de hembra de la que procede, las hembras mutantes pueden esperar tener $20 \cdot 180 = 3.600$ nietos, en lugar de los $20 \cdot 18 + 180 \cdot 2 = 720$ con los que puede contar la hembra típica (el primer término son los nietos debidos a sus 18 crías hembra y el segundo a sus 2 crías macho). La nueva mutación, está claro, se difundirá rápidamente (en el resto del capítulo, diremos que una mutación puede invadir una población si su frecuencia aumenta de generación en generación). Aunque esta mutación tampoco irá muy lejos: una población constituida de hembras que sólo produjesen machos se extinguiría en una sola generación. Así que tenemos que buscar una solución intermedia.

El razonamiento precedente nos puede servir de guía para encontrar una mejor solución. Nuestra población estaba funcionando de maravilla hasta que apareció la astuta mutación que producía sólo machos y que desestabilizó todo el sistema. Las hembras originales estaban produciendo, muy hacendosamente, hembras y machos en tal proporción que la población crecía a la mayor velocidad posible (o, para una población estable, que tenía el mayor número posible de individuos). La hembra mutante se dedicó a explotar la buena voluntad de las demás, engendrando sólo el sexo más productivo. Mientras la población sea susceptible de ser invadida por fenotipos que dejen más descendientes que el individuo promedio, cada vez que aparezca una de estas mutaciones más eficaces se propagará. Por esta razón, la conclusión lógica es suponer que la selección natural acabará por conducir a la población a un estado en el que no pueda ser explotada, en el que ningún nuevo fenotipo pueda esperar tener más descendientes que el individuo medio, ya que, si tal estado existe,

será estable. Debe quedar claro que la estabilidad de una población es un concepto relativo, que depende del conjunto de posibles mutaciones que se consideren. Así, en el caso de la proporción de sexos, buscaremos un valor de n tal que, si toda la población lo adopta, no pueda ser invadida por ninguna nueva mutación. Pero, claro está, si apareciese una mutación que aumentase la fertilidad de las hembras, permitiéndoles, por ejemplo, producir 40 óvulos en lugar de 20, dicha mutación invadiría la población con toda seguridad. Ciñéndonos, pues, al modelo original, para encontrar el fenotipo estable tenemos que calcular el número de nietos que puede esperar tener, en una población en la que todas las hembras engendran n hembras entre sus 20 crías, una hembra mutante que produzca n' hembras y 20- n' machos.

El cálculo se simplifica al observar que sólo son de interés los valores de n menores que 18: siempre que la proporción de hembras a machos sea 9:1 (o mayor), cualquier mutación que produzca más machos podrá invadir. Así pues, habiendo exceso de machos, cada hembra engendrará 20 crías y cada macho, en promedio, $20 \cdot n / (20 - n)$ (éste es el número total de crías dividido por el número de machos, teniendo en cuenta que la proporción de machos a hembras es de $(20 - n):n$); con lo cual, la hembra mutante debe esperar tener

$$N(n',n) = n' \cdot 20 + (20 - n') \cdot 20 \cdot n / (20 - n)$$

nietos (el primer término de la expresión representa el número de nietos engendrados por sus n' hijas, el segundo por sus $20 - n'$ hijos). Por supuesto, una hembra normal que produzca n hembras tendrá, en promedio, $N(n, n) = 40 \cdot n$ nietos. La población será estable si, cualquiera que sea n', las hembras mutantes no tienen más nietos que las normales. Es decir, si $N(n,n) \geq N(n',n)$. Multiplicando ambos miembros por $20 - n$ y reordenando un poco, obtenemos la condición equivalente

$$\Delta(n',n) = (10 - n)\,(n - n') \geq 0 \;\; \forall n' \in [0,20]$$

Ahora bien, si $n > 10$, $\Delta(0, n) < 0$, lo que contradeciría la condición de ininvadibilidad (la población puede ser invadida por hembras que sólo produzcan machos). Si $n < 10$, entonces $\Delta(20, n) < 0$, y la población tampoco es estable (puede ser invadida por hembras que sólo produzcan hembras). De lo cual deducimos que sólo una población en la que haya tantas hembras como machos ($n = 10$) puede ser estable. En ese caso, tenemos que $\Delta(n', 10) = 0$ cualquiera que sea el valor de n': si todas las hembras producen 10 hembras y 10 machos, todo mutante que produzca otro número cualquiera de hembras tendrá, en promedio, el mismo número de descendientes que el resto de la población, con lo cual no podrá invadirla por selección natural.

Ya hemos visto que, para nuestra especie modelo, una población donde la proporción de sexos sea 1:1 es evolutivamente estable. Ahora bien, su-

pongamos que en el origen de los tiempos la población tuviese una proporción de sexos distinta. ¿Evolucionaría hacia un nuevo estado en que la proporción fuera 1:1 o cuál sería su comportamiento? Sea *n'* el número de hembras por camada en la población original. Un razonamiento totalmente análogo al anterior nos permite comprobar que una mutación que produzca n hembras invadirá la población si

$$\Delta(n,n') = (10 - n')\ (n' - n) < 0$$

y, en particular, una mutación que haga a cada hembra producir 10 hembras *y* 10 machos puede invadir cualquier otra población, ya que $\Delta(10,\ n') = -\ (10 - n')^2$ es negativo para cualquier valor de $n \neq 10$.

Llegado este momento, es lícito preguntarse cuánto hemos avanzado. Al fin y al cabo, Fisher (1930) ya había llegado a la misma conclusión con un argumento cualitativo mucho menos engorroso. Las ventajas de nuestro enfoque son varias. La principal de ellas es que, como veremos, el procedimiento empleado aquí puede generalizarse a problemas muy diversos. Además, en el proceso hemos explicitado una serie de supuestos que nos permiten comprender cuáles son las condiciones que han de cumplirse para que el resultado sea válido. ¿Qué ocurriría si alguna de nuestras hipótesis no se cumpliese? Por ejemplo, hemos supuesto que el número de descendientes de un macho no está correlacionado con el tipo de hembra de que procede. ¿Y si no fuese así? Hamilton (1979) describe una especie de ácaro que nos sirve de contraejemplo: en esta especie, del género *Pygmephorus,* cada hembra tiene de dos a cuatro hijos, pero puede tener más de cien hijas. Los huevos empiezan a eclosionar en el interior de la madre. Los machos son los primeros en nacer y van fecundando a sus hermanas según éstas van naciendo. Cuando el cuerpo hinchado de la madre revienta la mayoría de sus hijas ya han sido fecundadas (¡aún antes de ver la luz del sol!) por sus hermanos, que siguen merodeando por los alrededores hasta que todos los huevos eclosionan. La diferencia fundamental entre esta especie y la considerada en nuestro modelo es que en el caso de los ácaros el resultado de la decisión de una hembra casi no se ve afectado por el comportamiento de sus congéneres, con lo cual los métodos de optimización le permiten encontrar el comportamiento más adecuado (que, como vimos, consiste en producir tantas hembras como sea posible y el número de machos necesario para fecundar a todas).

Antes de pasar a la siguiente sección, en la que formalizaremos algunos de los conceptos que han aparecido al considerar el problema de la proporción de sexos, conviene tal vez recalcar la primera lección que hemos aprendido: si todos los individuos de la especie considerada en nuestro modelo se pudiesen poner de acuerdo, les iría mucho mejor adoptando la estrategia de los ácaros: si cada hembra produjese 2 machos y 18 hembras, tendría en promedio 720 nietos, en lugar de los 400 que puede esperar en la población estable. Encontraremos esto con frecuencia: el comporta-

miento que resultaría óptimo para la especie es a menudo susceptible de ser invadido por mutantes distintos que se dediquen a explotar al resto de la población. Como la selección natural no actúa sobre la especie, estos mutantes se harán frecuentes y desplazarán la población de su estado óptimo: el criterio a seguir para decidir si debemos esperar encontrar un tipo de comportamiento u otro es, pues, la estabilidad, no la optimalidad (cuando las consecuencias de realizar cierto comportamiento no dependen de la frecuencia con que se efectúa en la población, estabilidad y optimalidad coinciden).

9.2. Teoría de juegos: conceptos básicos

Más que como una técnica matemática que se deba aplicar a cierto tipo de problemas precisos, conviene considerar la teoría de juegos como una forma de pensar sobre la evolución de fenotipos, en los casos en que la eficacia de cada fenotipo depende de la frecuencia con que se encuentra en la población. Procedemos a continuación a considerar los ingredientes comunes a los modelos de teoría de juegos.

La inmensa mayoría de los modelos desarrollados suponen explícita o implícitamente que los organismos a los que el modelo se aplica se reproducen por partenogénesis, incluso cuando los modelos se inspiran en especies diploides con reproducción sexual. Es posible introducir en los modelos de teoría de juegos los detalles genéticos precisos del fenotipo estudiado y en algunas ocasiones es imprescindible hacerlo. Sin embargo, en la práctica podemos normalmente ignorar tales complicaciones sin excesivo riesgo. En particular, se puede demostrar que si el fenotipo evolutivamente estable puede realizarse con un homocigoto, el sistema de reproducción de la especie que se considera es irrelevante. Cuando ningún homocigoto se expresa como el fenotipo estable, la población estará compuesta por una mezcla de fenotipos que se aproxime lo más posible al deseado. Finalmente, cuanto mayor sea el número de alelos que afectan al fenotipo en cuestión, mayor será la probabilidad de que la población pueda alcanzar el estado estable predicho por los modelos partenogenéticos. Slatkin (1979), Eshel (1981) y Maynard Smith (1981) tratan en detalle este problema y demuestran rigurosamente los enunciados anteriores.

La teoría de juegos es especialmente útil a la hora de analizar la resolución de conflictos entre individuos de una misma especie. Con frecuencia nos enfrentamos a problemas en los que dos individuos deben competir por un recurso limitante. Por ejemplo, puede tratarse de dos pájaros que compiten por un territorio donde anidar. Al plasmar el problema en un modelo, supondremos normalmente que los individuos que compiten por el recurso son seleccionados al azar entre la población. En algunas ocasiones, esta suposición es poco realista. En otras, por ejemplo al estudiar conflictos padres-hijos, es claramente falsa. Maynard Smith (1982) estu-

dia algunos casos en los que es imprescindible incluir en el modelo las relaciones de parentesco entre individuos.

Para facilitar la resolución matemática de los modelos, es corriente suponer que las poblaciones a que se refieren son infinitas. Riley (1978) estudia el caso de pequeñas poblaciones. El principal problema que éstas presentan es que no es lícito suponer, en ningún momento, que las mutaciones son raras. En lo que sigue, dejaremos de lado estas tres complicaciones y, aunque no lo especifiquemos, trabajaremos con las simplificaciones de reproducción asexual, encuentros entre individuos elegidos al azar y poblaciones infinitas.

A la hora de fabricar un modelo, la principal dificultad consiste en decidir cuáles son las estrategias posibles entre las que puede elegir cada individuo y cuáles las consecuencias esperadas de cada una de ellas. El término estrategia no debe conducirnos a error: se utiliza por razones históricas, pero en realidad sería más preciso hablar de fenotipos posibles. Así, en el ejemplo sobre la proporción de sexos las estrategias entre las que podía elegir cada hembra eran los posibles valores de n, el número de hembras entre sus descendientes (cualquier entero entre 0 y 20). Si decidimos estudiar la longitud de la cola en el ave del paraíso, el conjunto de estrategias estará constituido por todas las longitudes de cola posibles (en principio, cualquier número real positivo). No es posible dar una receta que especifique, en cada caso, qué estrategias deberán incluirse. La decisión deberá tomarse en función de los fenotipos observados en la especie de estudio y en especies relacionadas, sin olvidar las restricciones ontogenéticas a que la especie pueda estar sometida. Una vez que hemos decidido cuáles son las posibles estrategias accesibles a los competidores debemos calcular el cambio esperado en la eficacia biológica como consecuencia de emplear cada una de ellas. Todo modelo requiere una definición precisa de las estrategias entre las que los jugadores podrán elegir y de las consecuencias de cada acción. Por lo demás, las reglas del juego se pueden elegir con casi absoluta libertad (aunque, claro está, cuanto más complicadas sean las reglas más difícil será el análisis del modelo y más improbable que consigamos resolverlo). Así, en el caso de los pájaros que compiten por un territorio, supondremos que los jugadores se enfrentan de dos en dos al competir por el recurso. En otros casos, como al analizar la evolución de la proporción de sexos, no tiene sentido pensar que una hembra está compitiendo con otra en particular, sino que debemos asumir que cada individuo se enfrenta al conjunto de la población. De la misma manera, nada nos impide imaginar un juego en el que tres o cuatro individuos se enfrenten simultáneamente por la posesión de un recurso. Otras variantes que pueden añadirse al reglamento incluyen la existencia de asimetrías entre los jugadores, la transferencia de información al contrincante y casi cualquier otro factor que consideremos relevante para el comportamiento que nos interesa. Cualesquiera que sean las reglas que

imaginemos para el juego, la tarea del modelador consiste en encontrar su(s) ESS. Según la definición de Maynard Smith y Price (1973), una ESS es una estrategia tal que, de ser adoptada por todos los miembros de la población, ninguna estrategia mutante puede invadir la población bajo la influencia de la selección natural. Existen dos tipos de ESS: puras y mixtas. Decimos que una ESS es pura si consiste en utilizar siempre la misma estrategia. Por el contrario, si consiste en utilizar las estrategias *a, b, …* con probabilidades p_a, p_b, … decimos que se trata de una ESS mixta. La diferencia quedará más clara al considerar un ejemplo en la sección 9.3.

Una vez que hemos definido el modelo que deseamos analizar, ¿cómo podemos encontrar su(s) ESS? Consideremos primero el caso en que dos individuos se enfrentan entre sí. Denominaremos *E(A,B)* a la variación promedio en eficacia biológica experimentada por un individuo que utilice la estrategia *A* al enfrentarse a un individuo que utilice la estrategia *B.* Supongamos que cierta población adopta siempre la estrategia *I.* Si una mutación induce a algunos individuos a adoptar la estrategia *J* (distinta de la adoptada por el resto), el destino del alelo correspondiente dependerá de que jugar *J* contra un individuo que está jugando *I* sea más o menos favorable que jugar *I* contra *I.* Si es más favorable, su frecuencia en la población aumentará y, en caso contrario, desaparecerá de la misma. Un caso particular de gran importancia práctica es aquel en que ambas estrategias, *I* y *J*, tienen las mismas expectativas al enfrentarse a *I.* En tal caso, el futuro de la mutación dependerá de los raros casos en que el contrincante adopte la estrategia *J.* Este razonamiento tiene por objetivo hacer, si no obvio, al menos intuitivamente plausible el siguiente resultado (para una demostración rigurosa, véase Maynard Smith, 1982): una estrategia *I* es una ESS si, para toda estrategia posible $J \neq I$, se cumple una de las siguientes condiciones:

$$E(I,I) > E(J,I) \tag{1a}$$

o

$$E(I,I) = E(J,I) \text{ y } E(I,J) > E(J,J). \tag{1b}$$

Los modelos en que las consecuencias de emplear una estrategia no dependen de un enfrentamiento contra otro individuo, sino de lo que el resto de la población esté haciendo, se pueden analizar de forma análoga. Llamando *W(A,B)* al incremento en eficacia biológica de un individuo que emplea la estrategia *A* en una población cuyos individuos utilicen todos la estrategia *B,* se puede demostrar que *I* es una ESS si, para toda estrategia posible $J \neq I$:

$$W(I,I) > W(J,I)$$

o $$W(I,I) = W(J,I) \text{ y, para } q \ll 1,\ W(J,P_{q,J,I}) < W(I,P_{q,J,I}), \tag{2}$$

donde $W(A,P_{q,J,I})$ es la eficacia de un jugador que emplee la estrategia *A* en una población donde una fracción *q* de los individuos emplean *J* y el

resto I. Es fácil convencerse de que el tratamiento utilizado en el estudio de la proporción de sexos es equivalente a aplicar la condición (2). Pasamos ahora a estudiar un ejemplo de conflicto entre dos individuos.

9.3. Halcones y palomas

Este modelo, descrito por Maynard Smith (1982), es una versión simplificada del caso considerado por Maynard Smith y Price (1973). Dos contrincantes se disputan la posesión de un recurso de valor V (por ejemplo, una lombriz). Cada uno de ellos puede optar entre dos alternativas: amenazar (display) o atacar al contrario. Llamaremos paloma, P, a un individuo que siempre amenaza y halcón, H, a uno que siempre ataca. Si dos palomas se encuentran, supondremos que, después de amenazarse mutuamente un rato, deciden repartirse la lombriz, con lo cual cada una obtiene una recompensa de $V / 2$. En un encuentro entre un halcón y una paloma, la paloma huye en cuanto se siente atacada y el halcón se queda con toda la lombriz sin mayor esfuerzo. Finalmente, si dos halcones se enfrentan entre sí, luchan hasta que uno de ellos es herido. El vencedor se queda con la lombriz, y el perdedor ha sufrido el coste de la herida, C. La tabla 9.1 resume estas consecuencias (cada entrada proporciona el beneficio obtenido en promedio por un jugador que utiliza la estrategia indicada a la izquierda al enfrentarse a la estrategia indicada sobre ella).

Tabla 9.1.

	H	P
H	$(V - C) / 2$	V
P	0	$V / 2$

Aplicamos ahora la condición (1a). Observamos primero que P nunca será una ESS, ya que $E(H,P) > E(P,P)$ (salvo que $V < 0$, en cuyo caso nadie se estaría peleando por la posesión del recurso). En cuanto a H, *si* $V > C$, *tenemos que* $E(H,H) > E(P,H)$ y H es una ESS. Si, por el contrario, $V < C$, ni H ni P son ESS: una población de palomas puede ser invadida por halcones, y una de halcones por palomas. ¿Significa esto que no hay ESS? No, ya que todavía debemos analizar las ESS mixtas. Llamemos $M(h)$ a la estrategia consistente en «jugar H con probabilidad h y P con probabilidad $1 - h$» (obsérvese que, en particular, $M(1) = H$ y $M(0) = P$). Debemos, pues, encontrar el valor de $h \in [0,1]$ tal que, según (1), para todo $h' \neq h$, se cumpla

$$E(M(h),M(h)) > E(M(h'),M(h))$$

o $$E(M(h),M(h)) = E(M(h'),M(h)) \text{ y } E(M(h),M(h')) > E(M(h'),M(h'))$$

Afortunadamente, un teorema demostrado por Bishop y Cannings (1978) nos simplifica considerablemente la tarea. Este resultado nos dice que:

«Si I es una ESS mixta que incluye, con probabilidad no nula, las estrategias puras $A,B,C, \ldots,$ entonces

$$E(A,I) = E(B,I) = E(C,I) = \ldots = E(I,I)\text{»}. \tag{3}$$

La demostración de este resultado es fácil. De las condiciones de ESS se tiene que

$$E(M(h), M(h)) \geq E(M(h'), M(h)) \ \forall h'.$$

En particular,

$$E(M(h), M(h)) \geq E(H, M(h)) \qquad (h' = 1)$$
$$E(M(h), M(h)) \geq E(P, M(h)) \qquad (h' = 0)$$

Ahora bien,

$$E(M(h), M(h)) = h \cdot E(H, M(h)) + (1 - h) \cdot E(P, M(h)).$$

Si se cumpliese la desigualdad estricta

$$E(M(h), M(h)) > E(H, M(h)),$$

tendríamos que

$$E(P, M(h)) = \frac{E(M(h), M(h)) - h \cdot E(H, M(h))}{1 - h} > E(M(h), M(h)),$$

en contra de la condición de ESS. Por lo tanto, hemos de concluir que si $M(h)$ es una ESS, entonces $E(H, M(h)) = E(M(h), M(h))$. Un razonamiento análogo puede usarse intercambiando P y H, con lo que queda demostrado (3). Debemos, pues, buscar un valor de h para el cual

$$E(H,M(h)) = E(P,M(h)). \tag{4}$$

Pero, dado que

$$E(H,M(h)) = h \cdot E(H,H) + (1 - h) \cdot E(H,P)$$
$$E(P,M(h)) = h \cdot E(P,H) + (1 - h) \cdot E(P,P)$$

utilizando los valores de la tabla 1 encontramos que la única solución de (4) es

$$h = \frac{V}{C}. \tag{5}$$

Ahora bien, el teorema de Bishop-Cannings no nos asegura que hayamos encontrado una ESS: (3) es una condición necesaria, pero no suficiente, para que I sea una ESS. Dicho de otra forma, una estrategia mixta puede cumplir (3) sin cumplir (1) (es decir, sin ser una ESS). Lo que el teorema garantiza es que, si se cumple (1), se cumple (3) también. Este pequeño tecnicismo es importante. En la práctica implica que, cuando

busquemos las ESS mixtas de un juego, empezaremos por determinar todas las estrategias que satisfagan (3) y, a continuación, verificaremos cuáles de ellas satisfacen (1) también. Vamos a ello. Dado que, conforme al teorema de Bishop-Cannings,

$$E(H,M(h)) = E(P,M(h)) = E(M(h),M(h)),$$

es fácil comprobar que, cualquiera que sea la estrategia J, se tiene

$$E(M(h),M(h)) = E(J,M(h))$$

por lo cual $M(h)$ no satisface la condición (1a) y la condición de estabilidad en este caso es (1b),

$$E(M(h),H) > E(H,H) \qquad \text{y} \qquad E(M(h),P) > E(P,P).$$

Pero,

$$E(M(h),H) = h \cdot E(H,H) + (1 - h) \cdot E(P,H) =$$
$$= \mathrm{h} \cdot \frac{1}{2}(V - C) > \frac{1}{2}(V - C) = E(H,H)$$

(dado que $V < C$ y $h < 1$) *y a*nálogamente

$$E(M(h),P) = h \cdot E(H,P) + (1 - h) \cdot E(P,P) = h\ V +$$
$$+ (1 - h) \cdot \frac{1}{2} V = \frac{1}{2}(1 + h) \cdot V > \frac{1}{2} V = E(P,P)$$

con lo cual finaliza la demostración de que $M(V / C)$ es la única ESS del juego.

Llegado este punto, es importante aclarar la diferencia entre una ESS mixta y una población polimórfica estable. Diremos que una población tiene una ESS mixta si todos los individuos de la población muestran el mismo comportamiento, que consiste en usar las estrategias *a, b, …,* con probabilidades p_a, p_b, … En un polimorfismo, sin embargo, cada individuo tiene una estrategia distinta (que puede ser pura o mixta). Por ejemplo, puede haber individuos que utilicen las estrategias puras *a, b, …,* siendo f_a, f_b, … la frecuencia de cada tipo de individuo. Supongamos que, por cualquier razón, el sistema genético de nuestra especie no permite las estrategias mixtas, que un individuo puede adoptar la estrategia del halcón o de la paloma, pero siempre la misma. ¿Llegará la población a un polimorfismo estable? En caso afirmativo, ¿cuál será la relación entre las probabilidades p_a, p_b, … de la ESS mixta y las frecuencias f_a, f_b, … del polimorfismo estable? Taylor y Jonker (1978) y Zeeman (1979) tratan este problema en detalle y Maynard Smith (1982) discute algunas de sus conclusiones. Los resultados más importantes son que, para especies con reproducción asexual:

i) Si sólo hay dos estrategias posibles, siempre existe una ESS y un polimorfismo estable. Además, $f_x = p_x|_{\text{ESS}}$ (donde $p_x|_{\text{ESS}}$ es la probabilidad de utilizar la estrategia x en la ESS).
ii) Si hay más de dos estrategias posibles, puede darse el caso de que no exista ninguna ESS, ni pura ni mixta. Si existe una ESS y la dinámica poblacional es continua, entonces un polimorfismo con $f_x = p_x|_{\text{ESS}}$ para todas las estrategias puras x es estable. Puede, sin embargo, haber polimorfismos estables tales que $f_x = f_x^* \neq p_x|_{\text{ESS}}$. En esos casos, la estrategia mixta dada por $p_x = f_x^*$ es susceptible de ser invadida y una población adoptando tal estrategia no es estable.
iii) Finalmente, si hay más de tres estrategias posibles y la dinámica poblacional es discreta (generaciones separadas), la condición $f_x = p_x|_{\text{ESS}}$ no es ni necesaria ni suficiente para que el polimorfismo sea estable.

No es imprescindible memorizar estos detalles técnicos en una primera lectura, pero nos parece importante mencionarlos para que el lector esté por lo menos al corriente de que pueden surgir complicaciones a la hora de contrastar los modelos que desarrolle con los resultados de observaciones o experimentos realizados con animales de verdad. Claro que, si queremos aplicar los modelos a problemas biológicos concretos, es probable que tengamos que darles más realismo. Porque, en la vida real, pocos son los conflictos que se resuelven con tan pobre conjunto de estrategias como el considerado hasta el momento. El juego de halcones y palomas se puede complicar de distintas formas. Maynard Smith y Price (1973) y Gale y Eaves (1975) consideran, además, otras estrategias cualitativamente distintas, entre ellas la del fantasma, que ataca a su adversario pero se retira inmediatamente si éste se defiende, y la del contraatacante (retaliator), que empieza amenazando pero se vuelve más agresivo si se siente atacado. El modelo se puede también hacer más realista incluyendo una graduación cuantitativa entre las estrategias de la paloma y el halcón. Maynard Smith y Parker (1976) y Bishop y Cannings (1978) analizan el problema cuando los animales pueden elegir entre toda una serie de niveles de agresión (el equivalente humano sería una disputa en la que los contendientes pueden optar por insultarse, empujarse, pegarse a puñetazos, darse patadas o mordiscos, luchar con cuchillos... En la versión simple de halcones y palomas sólo podían insultarse o luchar a navajazos). A continuación añadiremos realismo biológico introduciendo otro tipo de factores: las asimetrías entre contrincantes. Hasta ahora hemos supuesto que los jugadores sólo se distinguen en la estrategia empleada. Pueden ser distintos entre sí: uno puede ser más fuerte que el otro o mejor combatiente, pero es imposible, *a priori*, ver la diferencia. Y, dado que los jugadores no pueden apreciar la diferencia, ésta no podrá tener ningún efecto sobre la decisión que tomen. En la vida real es frecuente que ocurra lo contrario. Un contendiente puede ser más corpulento que el otro, cada uno de

ellos puede adjudicar un valor distinto al recurso disputado, uno puede ser el propietario original del mismo, etc. Distinguiremos dos tipos de asimetrías, que estudiaremos por separado: las asimetrías accidentales y las asimetrías ligadas a características del individuo.

9.3.1. Asimetrías accidentales

Reconsideremos el juego de halcones y palomas. Si dos mirlos adultos que no se han encontrado nunca previamente descubren simultáneamente una suculenta lombriz, es probable que se encuentren en una situación bastante parecida a la considerada hasta ahora. Cada uno de ellos, si quiere comerse la lombriz, tiene que convencer al otro de que se la deje y podrá, para ello, optar entre atacarlo o amenazarlo esperando que su adversario le ceda buenamente la presa codiciada. Sin embargo, con casi toda probabilidad, uno de los mirlos habrá descubierto primero la lombriz y el otro habrá llegado al lugar de la escena mientras el primero la terminaba de desenterrar. La situación es, pues, asimétrica y permite la aparición de una tercera estrategia condicional, la del burgués, *B,* que se comporta como un halcón si ha descubierto la lombriz y como una paloma si se acerca a un mirlo que acaba de descubrir una presa. Esta situación motiva el análisis de la siguiente modificación (Maynard Smith y Parker, 1976): en cada partida se enfrentan dos jugadores, uno de los cuales posee un recurso, de valor *V* que le es disputado por un recién llegado. Cada jugador sabe perfectamente si es el propietario o el intruso y puede optar por una de las tres estrategias mencionadas: halcón, paloma y burgués. Suponiendo que la estrategia elegida no influye en el hecho de ser intruso o propietario (es decir, a lo largo de muchas partidas, cada jugador es, en promedio, tantas veces intruso como propietario, independientemente de la estrategia que emplee en cada partida), las consecuencias de usar una u otra estrategia dependiendo de la usada por el contrincante vienen dadas en la tabla *9.2.*

Tabla 9.2

	H	P	B
H	$\frac{1}{2}(V-C)$	V	$\frac{3}{4}V-\frac{1}{4}C$
P	0	$\frac{1}{2}V$	$\frac{1}{4}V$
B	$\frac{1}{4}(V-C)$	$\frac{3}{4}V$	$\frac{1}{2}V$

Para determinar los valores presentados en la tabla 9.2 hay que tener en cuenta que los jugadores que emplean la estrategia *B* son intrusos la mitad de las veces y propietarios la otra mitad. Además, en una partida entre dos burgueses, siempre hay un propietario y un intruso. A partir

de estos valores se puede comprobar que, si *V* > *C* (si el valor del recurso disputado es mayor que el coste de ser herido) la única ESS sigue siendo *H*. Sin embargo, cuando *V* > *C*, ya no hay una ESS mixta, mezcla de *H* y de *P*: en este caso la ESS es la estrategia pura *B*, ya que *E(B,B)* > *E(H,B)* y *E(B,B)* > *E(P,B).* Pese a la simplicidad del modelo, existen numerosos conflictos que se resuelven de forma convencional, en los que el intruso cede al propietario el recurso sin llegar a las manos. Podemos citar, por ejemplo, el caso de los papiones (*Papio hamadryas*) en sus disputas por la propiedad de las hembras (Kummer, Götz y Angst, 1974), las contiendas territoriales entre mariposas especuladas (*Pararge aegeria*) estudiadas por Davies (1978) o el caso análogo de los caballitos del diablo (*Calopteryx maculate*) presentado por Waage (1988) y Marden y Waage (1990).

Este modelo demuestra que la propiedad de un recurso puede decidir el resultado de un conflicto incluso en casos en que el intruso tendría tantas posibilidades de salir victorioso de un combate como el propietario. Así, Davies en el caso de las mariposas especuladas y Waage en el caso de los caballitos del diablo consiguieron demostrar que, cuando dos machos se creen propietarios de un mismo territorio, combaten por él con vigor. Más aún, Davies demostró que es la propiedad del territorio lo que decide el conflicto: cuando se captura un macho que defiende un territorio, éste es ocupado rápidamente por otro macho. Si se libera a continuación el propietario original, el nuevo propietario consigue invariablemente echar al «intruso» tras un breve vuelo ritual en espiral. Ha de quedar claro que este razonamiento no implica que, cada vez que veamos un conflicto en el que un intruso cede ante el propietario de un recurso sin recurrir a la violencia, debamos concluir que el conflicto se ha resuelto de modo convencional, utilizando un comportamiento análogo al de la estrategia burgués de nuestro juego. Podría, por ejemplo, darse el caso de que el propietario sea propietario precisamente porque ha conseguido salir invicto de numerosos combates. Si así es, un recién llegado que no esté muy seguro de sí mismo haría bien en alejarse discretamente en lugar de arriesgarse a añadir su nombre a la lista de los vencidos.

Antes de abandonar las asimetrías accidentales mencionaremos la existencia de estrategias paradójicas. Supongamos que queremos encontrar las ESS de un juego similar al *H* – *P* – *B,* pero en el que la estrategia *B* es remplazada por la de los chiflados, *Ch,* que consiste en jugar «*P* si propietario, *H* si intruso». Al repetir el análisis para el juego *H* – *P* – *Ch* encontramos, no sin cierta sorpresa, que si *V* < *C* la única ESS es *Ch.* ¿Se trata tal vez de una curiosidad matemática? Estaríamos tentados a responder afirmativamente, si no fuese por el contraejemplo que nos proporciona Burgess (1976): *Oecibus civitas* es una araña social, pero cada miembro del grupo construye su propia tela y guarida. Si se molesta a una araña, deja su guarida y se mete en la primera que encuentra. Si ésta está habitada, su propietario no hace cara al intruso, sino que utiliza la estrategia

del chiflado: cede su guarida sin combatir y sale disparado en busca de otra morada. La cadena se prosigue hasta que algún individuo encuentra una guarida desocupada. Maynard Smith y Parker (1976) estudian con cierto detalle las condiciones bajo las cuales aparecen ESS paradójicas. Su existencia es bastante común en juegos asimétricos. En la práctica, que una especie adopte una ESS razonable o una paradójica, en los casos en que ambas son posibles, depende de su filogenia. Es consolador saber que, según Maynard Smith y Parker (1976) la mayoría de las historias evolutivas conducen a las ESS razonables, por lo que debemos esperar encontrar contados casos de ESS paradójicas.

9.3.2. Asimetrías ligadas a características del individuo

Como mencionamos en la sección anterior, si bien es cierto que algunos conflictos se pueden resolver de forma convencional mediante el uso de asimetrías accidentales, en muchas ocasiones son otras asimetrías más sustanciales las que resuelven las contiendas. Así, si los contendientes difieren en su aptitud para la lucha (uno puede ser de mayor tamaño o edad, puede tener colmillos más afilados…) o en el valor que asignan al recurso por el que se combate, y si ambos contendientes pueden estimar tales diferencias, es razonable suponer que dichas asimetrías puedan influir el resultado de los conflictos. Aunque biológicamente distintas, el tratamiento matemático de ambos problemas es análogo. Maynard Smith (1982) discute el caso en que ambos contendientes valoran distintamente el recurso por el que se pelean. Analizamos a continuación el problema cuando los contendientes difieren en su aptitud para la lucha. En algunos insectos los machos guardan a las hembras tras la cópula para evitar que sean reinseminadas por otros machos distintos. Parker (1974) sugiere que, en los combates que se observan mientras un macho está guardando una hembra contra un presunto usurpador, el macho propietario dispone de una ventaja postural sobre su contrario, por lo cual silos machos llegan a combatir físicamente por la posesión de la hembra, lo más probable es que ésta no cambie de manos. Para estudiar este problema y ver en qué condiciones le merece la pena a un macho invasor intentar hacerse con una hembra que está siendo guardada por otro individuo, podemos considerar una simple variante del juego de halcones y palomas. Supongamos, una vez más, que en cada encuentro se enfrentan un propietario y un intruso, que cada uno sabe perfectamente el papel que desempeña y que, en caso de combate el propietario tiene una probabilidad $x \geq 0{,}5$ de salir victorioso. Como de costumbre, los individuos se disputan la propiedad de un recurso de valor V y el coste de ser herido en un combate es C. Supondremos que los jugadores deben elegir entre las cuatro estrategias *H, P, B* y Ch. En este caso, el burgués ataca cuando tiene más posibilidades que su oponente de resultar vencedor y el chiflado en caso contrario. La tabla 9.3 presenta los resultados esperados de cada tipo de combate.

Tabla 9.3

	H	*P*	*B*	*Ch*
H	$\frac{1}{2}(V-C)$	V	$\left(1-\frac{x}{2}\right)V-\frac{x}{2}C$	$\frac{(1+x)V}{2}-\frac{(1-x)C}{2}$
P	0	$\frac{1}{2}V$	$\frac{1}{4}V$	$\frac{1}{4}V$
B	$\frac{xV}{2}-\frac{(1-x)C}{2}$	$\frac{3}{4}V$	$\frac{1}{2}V$	$\frac{1}{2}\left[\left(\frac{1}{2}+x\right)V-(1-x)C\right]$
Ch	$\frac{(1-x)V}{2}-\frac{xC}{2}$	$\frac{3}{4}V$	$\frac{1}{2}\left[\left(\frac{3}{2}-x\right)V-xC\right]$	$\frac{1}{2}V$

Las ESS del problema dependen, como era de esperar, de los valores de los parámetros. Cuando $V > C$ (el recurso es muy valioso o las heridas que se pueden infligir los combatientes leves) la ESS es *H* si $x < 1 / (1 + C / V)$ y *B* en caso contrario. Es decir, la estrategia *H* sólo es una ESS si la asimetría presente no es buena predictora del desenlace de un combate. En el caso $V < C$, *B* es ESS independientemente del valor de x. Además, si $x < 1 / (1 + V / C)$, *Ch* es también ESS. Una vez más, el número de caminos evolutivos que conducen a *Ch* es menor que el número de caminos que conducen a *B* y en la práctica debemos esperar encontrar con más frecuencia la estrategia razonable que la paradójica.

En vista de la importancia que las asimetrías entre contrincantes pueden tener a la hora de resolver un conflicto de forma pacífica, podemos preguntarnos si se han desarrollado mecanismos destinados a estimar el potencial combativo del contrincante. Aunque no entraremos en detalles, ni analizaremos ningún modelo concreto, la teoría de juegos permite también estudiar este problema. Hay que distinguir en este contexto dos tipos de estrategias o, más bien, dos extremos entre los que se extiende todo un continuo. En un extremo estaría la posibilidad (más bien teórica) de medir con un «combatómetro» (es decir, con un instrumento preciso que permita situar al enemigo en una escala ordenada de habilidades guerreras) la fuerza o resistencia del adversario para poder así saber si estamos en condiciones de vencerlo o si corremos un gran riesgo de ser heridos en caso de entablar combate. En el extremo opuesto existe también la posibilidad de preguntarle directamente si se siente en forma o está un poco debilucho por falta de sueño y confiar en su honestidad. A falta de combatómetros algunas especies utilizan indicativos de talla. El sapo común (*Bufo bufo*) constituye un ejemplo cercano al uso de combatómetros. Las hembras desovan en charcas, a las que se acercan durante un par de semanas. Los machos merodean por los alrededores y, cuando llega una hembra, uno de ellos se monta a su espalda y la acompaña hasta

que decide desovar, momento en que fertiliza sus huevos. La competencia por las hembras es grande y los machos de mayor tamaño tienen mayores probabilidades de vencer en un combate (aunque también hay asimetría postural: es más fácil defender una hembra que conquistarla). Davies y Halliday (1978) demostraron en el laboratorio que el tono en el que un macho croa influye en la decisión que toma otro de atacarlo o no: pese a los trucajes de laboratorio, en la naturaleza hay una alta correlación entre el tono del croar y el tamaño, porque en última instancia el tono de voz viene determinado por la longitud de las cuerdas vocales y, por ende, por el tamaño corporal, razón por la cual el tono de voz es, en general, un buen combatómetro. La brama del ciervo (*Cervus elaphus*) nos proporciona otro ejemplo. Aunque algunos machos combaten fieramente sin mucho preámbulo, la mayoría de los encuentros comienzan con una competición de bramidos y una serie de paseíllos en los que ambos machos marchan en paralelo uno frente al otro a pocos metros de distancia (Clutton-Brock y Albon, 1979; Clutton-Brock *et al.,* 1979). La tasa de bramidos, una vez más, es buena predictora de la aptitud para el combate y probablemente los machos estén midiéndose unos a otros durante los paseíllos consiguientes (cuanto más semejante es la aptitud para el combate de dos machos, mayor es la duración, en promedio, de esta fase). Podría pensarse que, dado que la brama es energéticamente costosa, un macho que se saltase la primera fase del encuentro y combatiese directamente saldría beneficiado por no desperdiciar energías. Sin embargo, se puede demostrar usando modelos similares a los aquí expuestos (Maynard Smith y Parker, 1976) que tales individuos no podrían invadir por selección natural una población normal si el riesgo de un combate es suficientemente alto (y el riesgo de heridas graves en combates entre ciervo no es en absoluto despreciable).

Al otro extremo del continuo mencionado tenemos una especie de zacateros (*Zonotrichia querula*) cuyo plumaje es de coloración muy variable. Según Rohwer (1977), esta variabilidad está correlacionada con la posición jerárquica en las bandadas de invierno: los individuos más oscuros son dominantes sobre los claros. Parecería, pues, que cada individuo esté anunciando su calidad. Como hemos visto, cuando existen asimetrías entre los contendientes las disputas tienden a resolverse de forma convencional sin llegar a las manos. Supongamos que estos zacateros tuviesen una estrategia del tipo «si oscuro halcón, si claro paloma.» ¿Podría ser una ESS? Si la coloración del plumaje no tuviese relación alguna con la fuerza o habilidad para el combate de cada individuo, esta estrategia podría ser una ESS a condición de que la proporción de individuos oscuros fuese $p = V / C$. En tal caso, como vimos en (5), la población estaría en una situación totalmente equivalente al polimorfismo estable correspondiente a la ESS mixta que es solución del juego $H - P$ cuando no consideramos las estrategias *B* ni *Ch.* Aprovechamos para mencionar que hay una diferencia formal entre ambos casos: en una ESS mixta cada individuo puede

optar entre varios comportamientos y en cada combate elige al azar, con ciertas probabilidades, cuál de ellos emplear. La estrategia «si oscuro halcón, si claro paloma» es un ejemplo de una estrategia condicional pura: en distintas circunstancias puede ser conveniente emplear un comportamiento u otro, pero la elección de táctica se hace de forma determinista en cada caso (las estrategias del burgués y del chiflado son otros ejemplos de estrategias condicionales puras). De acuerdo con el teorema de Bishop-Cannings, si la población se encontrara en el estado sugerido la eficacia biológica de cada individuo sería la misma, independientemente del color de su plumaje. Alternativamente, podemos suponer que es ventajoso ser dominante y que los individuos oscuros tienen, en promedio, mayor número de descendientes que los claros. Si así fuera y si la coloración del plumaje decidiese de forma convencional el resultado de los encuentros, ¿por qué no son oscuros todos los individuos? Es decir, supongamos que tenemos una población en la que cada individuo se rige por el siguiente par de reglas:

i) Al llegar la muda de otoño, incorpora en tu plumaje una cantidad de melanina que represente con exactitud tu condición física.
ii) Cuando un individuo más oscuro que tú se te acerque y te pida tu comida, cédesela sin rechistar (pero siéntete libre de quitarle la comida a cualquier paliducho).

Sin entrar en discusiones sobre la ética de tal comportamiento, está claro que conduce a un mundo ordenado en el que cada individuo obtiene la misma comida que le habría correspondido si cada grano se hubiese adjudicado al vencedor de una batalla campal, con la ventaja adicional de que nadie tiene que pelearse y se ahorran muchos picotazos innecesarios. Ahora bien, supongamos que aparece en el seno de esta población un individuo que, usando la regla (ii) como todo el mundo, sustituye la (i) por la nueva versión «pon tanta melanina como puedas en tu plumaje» (tras una segunda muda en primavera, todos los zacateros de esta especie son oscuros, lo cual sugiere que la coloración clara invernal no refleja una incapacidad de obtener melanina). Esta estrategia sería más eficaz que la establecida en la población, lo cual nos demuestra que el par de reglas (i,ii) no es una ESS. ¿Qué está ocurriendo con los zacateros? Una serie de experimentos realizada por Rohwer y Rohwer (1978) apunta a la siguiente explicación: una coloración oscura no tiene ningún efecto si no está acompañada de un mínimo de agresividad (que se puede obtener inyectando testosterona). Además, aunque las disputas entre individuos de coloración muy diferente puedan resolverse convencionalmente utilizando la coloración como asimetría, los encuentros entre individuos oscuros se resuelven tras combates reales. Por esta razón, un individuo que adoptase una coloración más oscura de la que le corresponde en la escala poblacional se vería sometido a grandes presiones por parte de los

miembros de su casta adoptiva que, a la larga, le supondrían un costo mayor que el beneficio obtenido en sus interacciones con individuos más claros. En un contexto mucho más general, Grafen (1990a,b) demuestra que este tipo de sistemas de señalización biológica sólo pueden ser estables si existe un costo asociado directa o indirectamente con la producción de la señal. En caso contrario los individuos tenderían a anunciar un nivel de calidad superior al real, desestabilizando el sistema.

9.4. La guerra de desgaste

Como último ejemplo consideraremos el siguiente juego ideado por Maynard Smith (1974), en el que el número de estrategias a la disposición de cada individuo es infinito. Cada estrategia está caracterizada por cierto parámetro que puede adoptar cualquier valor en algún intervalo continuo. Dos contrincantes, A y B, se disputan la posesión de un recurso indivisible de valor V. Supongamos que no les está permitido recurrir a la violencia para obtenerlo y que el premio irá a parar a las manos del que esté dispuesto a esperar más. Claramente, si quedarse esperando con los brazos cruzados no es perjudicial, ambos adversarios se quedarán indefinidamente contemplando el trofeo codiciado. Así pues, para dar sentido al juego tenemos que suponer que se incurre en algún costo por el hecho de esperar. Cada jugador decide, sin comunicárselo al adversario, cuánto tiempo está dispuesto a quedarse esperando. Si, pasado el tiempo que A se había fijado, B sigue esperando, A le cede el recurso y desaparece. Si, por el contrario, B se cansa antes de que pase el tiempo que A se había fijado, A entra en posesión del recurso inmediatamente, sin tener que esperar más. Supondremos que, si ambos jugadores deciden quedarse exactamente el mismo tiempo, se las arreglan para repartirse equitativamente el recurso contestado (esta última suposición, un tanto arbitraria, no tiene consecuencias: en la ESS la probabilidad de que los dos jugadores decidan quedarse exactamente el mismo tiempo es nula). Finalmente, supondremos que el costo de espera crece con el tiempo esperado. Esto nos permite olvidarnos de la dimensión temporal y concentrarnos en el precio, *rn,* que cada jugador está dispuesto a pagar por el trofeo.

Una vez establecido el reglamento, es fácil cerciorarse de que las consecuencias de elegir pagar m_A y m_B por el premio son las que aparecen en la tabla 9.4. Para buscar la ESS, observamos primero que no existe ninguna ESS pura: si todos los individuos de la población decidiesen siempre pagar un precio fijo m, cualquier mutante dispuesto a pagar $m' = m + \varepsilon$ podría invadir, siempre y cuando $\varepsilon > 0$. De acuerdo con la tabla 4, los individuos normales obtendrían en promedio, por cada encuentro, un beneficio $V / 2 - m$, mientras que, como $m' > m$, los mutantes obtendrán de cada encuentro un beneficio $V - m$.

Tabla 9.4

	Jugador A	Jugador B
$m_A > m_B$	$V - m_B$	$- m_B$
$m_A = m_B$	$V / 2 - m_B$	$V / 2 - m_B$
$m_A < m_B$	$- m_A$	$V - m_A$

Si, como acabamos de ver, no puede existir una ESS pura, no queda más remedio que introducir cierta estocasticidad en el juego y buscar una ESS mixta, que denominaremos I y que consistirá en «elegir al azar un precio de forma que la probabilidad del precio elegido se encuentre comprendido en el intervalo $[x,x + dx]$ sea $p(x)dx$». Para encontrar la ESS se hace uso del teorema de Bishop-Cannings. La eficacia biológica de un jugador A que emplea la estrategia pura «jugar m» al enfrentarse a un jugador B que emplea la estrategia mixta I es (dejamos sin demostrar algún que otro detalle importante; Bishop y Cannings, 1978, proporcionan una prueba más rigurosa)

$$E(m,I) = \int_0^m (V - x)p(x)\,dx - \int_m^\infty mp(x)\,dx$$

La primera integral corresponde a los casos en que B decide invertir un máximo de x inferior a m. Entonces el recurso queda en manos de A, que obtiene un beneficio neto $V - x$. La segunda integral corresponde a las ocasiones en que B decide invertir un valor x superior a m, en cuyo caso A se va con las manos vacías tras haber pagado un precio m. El teorema de Bishop-Cannings nos indica que, si I es una ESS, entonces $E(m,I)$ es constante. Es decir, su derivada con respecto a m ha de ser nula: $\partial E(m,I) / \partial m = 0$. Como, además, sabemos que

$$\int_0^\infty p(x)\,dx = 1,$$

es fácil confirmar que la única función que satisface ambas condiciones es

$$p(x) = \frac{1}{V} e^{-x/V}$$

Como indicamos en la sección 9.3, para demostrar que I es una ESS mixta todavía debemos verificar que $E(I,J) > E(J,J)$ para cualquier otra estrategia $J \neq I$. La demostración es inmediata si J es una estrategia pura, pero se vuelve bastante sofisticada cuando consideramos el caso general en que J puede ser una estrategia mixta. Hacemos gracia al lector de la demostración, que puede encontrar en Bishop y Cannings (1978).

El ejemplo arquetípico de guerra de desgaste nos lo ofrece Parker (1970) en su estudio de la mosca amarilla del estiércol (*Scatophaga stercoraria*).

En esta especie, las hembras ponen huevos en excrementos de vaca frescos. Cuanto más se endurece un excremento, menos apto se vuelve para la ovoposición y menor es el número de hembras que acuden a él. Los machos se sitúan sobre o en los alrededores de los excrementos a la espera de que lleguen las hembras. La decisión que deben tomar es en qué momento conviene irse en busca de uno más fresco: si se quedan mucho tiempo están desperdiciando ocasiones en otros lugares, pero si todos los machos se van y uno sólo se queda, puede fecundar todas las hembras que lleguen con retraso. Parker encontró que los tiempos de espera tienen una distribución exponencial y que el éxito reproductivo es independiente del tiempo de espera, en perfecto acuerdo con los resultados teóricos. Es interesante, si bien no particularmente sorprendente, observar que el problema que se les plantea a los machos de mosca del estiércol no es del todo equivalente a la guerra de desgaste: en este modelo supusimos que cada partida enfrentaba uno contra otro a dos jugadores. El ejemplo de las moscas del estiércol es semejante en este sentido al de la proporción de sexos estudiado en la sección 1: cada individuo debe preguntarse cuál es la mejor estrategia a seguir, teniendo en cuenta el comportamiento del resto de la población. El análisis matemático de ambos problemas es similar y conduce a la misma solución. Como discutimos en la sección 9.3, cuando analicemos disputas entre dos individuos habrá con frecuencia asimetrías de todo tipo capaces de influir en el resultado de la contienda. Nos limitamos a señalar, sin discutir los resultados, que Parker y Rubenstein (1981) y Hammerstein y Parker (1982) introducen dichas asimetrías en el estudio teórico de la guerra de desgaste.

9.5. Resumen

El rendimiento que proporciona una pauta de comportamiento depende a menudo de la frecuencia con que tal conducta es realizada por miembros de la especie. En estos casos debemos esperar que la selección natural conduzca a las poblaciones a estados en que ningún individuo pueda explotar para su propio beneficio al resto de la población. Son estos estados de equilibrio los que llamamos estrategias evolutivamente estables, o ESS. La teoría de juegos es el formalismo matemático que nos permite encontrar las ESS de un problema, si es que existen. En general, debemos esperar que una población que se encuentre en una ESS sea subóptima. El problema con los estados «óptimos» es su falta de estabilidad y su susceptibilidad de ser invadidos bajo la influencia de la selección natural.

Los modelos que hemos presentado son, con toda seguridad, de una gran simplicidad. Su propósito no es tanto cotejar sus predicciones con observaciones o resultados experimentales concretos como explicar la existencia de tipos de comportamiento. Así, el juego $H-P-B$ nos permite comprender por qué algunas disputas se resuelven convencionalmente sin

que los contendientes luchen violentamente por la posesión del recurso codiciado. Igual que la introducción de la estrategia *Ch* nos aclara por qué puede existir un comportamiento tan poco intuitivo como el de *Oecibus civitas.* Si nuestro propósito fuese obtener predicciones cuantitativas o verificar si cierto modelo es aplicable a tal o cual ejemplo concreto, deberíamos empezar por calcular con tanta precisión como fuera posible los costos y beneficios de cada acción. Igualmente, no deberíamos sorprendernos si hubiera que incluir entre el conjunto de estrategias disponibles algunas más sofisticadas que las que hemos considerado. Ambas cosas son realizables, si bien complican la resolución analítica del modelo.

Capítulo 10

Vivir y convivir: La vida en grupos sociales

J. C. SENAR

Vivir, de por sí, no es fácil, pero a cualquiera que le preguntemos de la vida con otros, seguro que nos dirá que el «convivir» ¡es más difícil aún! Sin embargo, pese a ello, un gran número de especies, incluido el hombre, son sociables y viven en grupos. Es indudable por tanto que esa agrupación les confiere a todos ellos algún beneficio. En el presente capítulo trataremos de averiguar cuales son esas ventajas (y desventajas), y se estudiará cómo se regula esa vida en grupo a fin de facilitar la llamada convivencia.

10.1. Ventajas y desventajas de vivir en grupo

10.1.1. Protección contra los predadores

La razón más importante por la que la vida en grupo puede ser un eficaz mecanismo de defensa contra los depredadores está relacionada con la mejora en la tasa de vigilancia del grupo con respecto al individuo solo, a la vez que el animal dispone de más tiempo útil para alimentarse (Lima y Dill, 1990). En el jilguero (*Carduelis carduelis*), por ejemplo, se ha podido comprobar que el número de veces que un individuo solo levanta la cabeza para vigilar si aparece algún depredador es más del doble que si está en un grupo de seis individuos (fig. 10.1) (Glück, 1987a). El individuo, por tanto, vigila menos, pero la tasa de vigilancia del grupo casi se triplica (fig. 10.2). La razón es clara: cuatro ojos vigilan más que dos. Lo importante, sin embargo, es que el individuo no sólo esta más protegido, sino que al vigilar menos, tiene más tiempo para comer. Así se ha podido calcular que los jilgueros en grupos de siete individuos ingieren un 20% más de semillas de acedera (*Rumex acetosa*) que los jilgueros que van solos (fig. 10.2) (Glück, 1986, 1987a, b).

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 205-233. 1994.

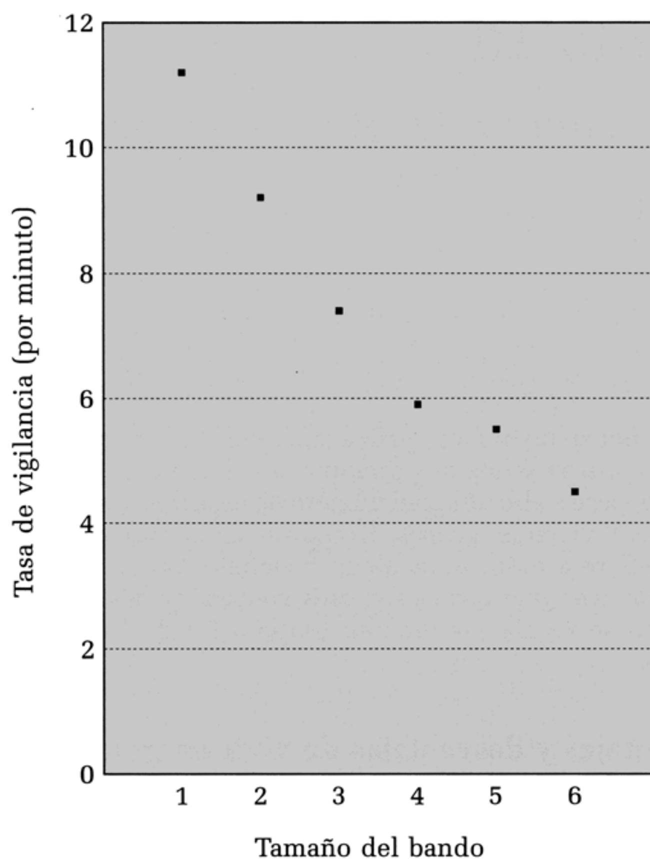


Figura 10.1.–Tasa media de vigilancia por individuo, en bandos de jilguero, según número de individuos en el grupo (se toma como medida de vigilancia el número medio de veces que cada individuo levanta la cabeza para ojear, por minuto). Cuantos más individuos hay en el grupo, más se reparte la vigilancia entre todos ellos y menos ha de vigilar un individuo dado. Según Glück (1987a), modificado.

Otra ventaja de vivir en grupo es que al estar rodeado de otros individuos, un animal dado reduce la probabilidad de que si el depredador logra capturar a alguien, él sea la víctima, simplemente por cuestión de probabilidades (Hamilton, 1971; Krebs y Davies, 1987). Este efecto, llamado de disolución se ha visto que funciona para especies muy distintas. Uno de los ejemplos mejor descritos proviene de un estudio sobre caballos semilibres en la Camarga (Francia). En los meses de verano, los caballos son parasitados por gran cantidad de tábanos, y justamente es en este período cuando forman grupos más numerosos. Diversas medidas sobre el número de moscas por caballo en grupos grandes y pequeños demostraron que los caballos que pertenecían a grupos grandes tenían menor probabilidad de ser atacados. Varios experimentos en los que se transferían caba-

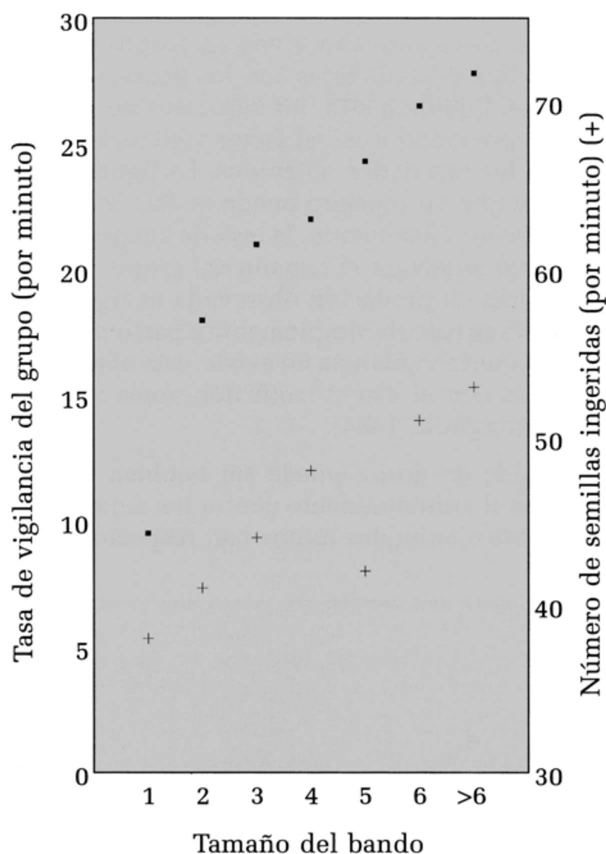


Figura 10.2.–Tasa de vigilancia total del grupo de jilgueros según tamaño del bando (cuadrados), e incremento en el número de semillas ingeridas por individuo a medida que aumenta el tamaño del grupo (cruces). Valores calculados en relación a la explotación de plantas de Acedera (*Rumex acetosa*). A mayor tamaño de grupo, los períodos sin que nadie vigile son cada vez menores, a la vez que cada individuo tiene más tiempo para alimentarse. Según Glück (1987a), modificado.

llos de grupos grandes a pequeños y viceversa confirmaron que el factor disolución existía (Duncan y Vigne, 1979).

El tercer factor que reduce la tasa de depredación de los animales que viven en grupo es el llamado «efecto confusión». Quien haya intentado coger un pájaro dentro de una jaula en la que hay un par de decenas de individuos revoloteando se dará cuenta de lo difícil que es capturar un ejemplar determinado cuando éste esta en un grupo. Esta dificultad en seguir a un objeto en movimiento de entre un grupo de objetos que también se están moviendo parece ser que se presenta en la mayoría de especies predadoras (Krebs y Davies, 1987; Pulliam y Caraco, 1984), y sugiere que este símil de la pajarera también funciona en los medios naturales. Los

zapateros marinos (*Halobates robustus*) proporcionan un buen ejemplo sobre este fenómeno. Estos animales viven en grupos patinando sobre la superficie del agua. Sus depredadores son los peces, que evidentemente les atacan por debajo. Debido a ello, los zapateros no pueden detectar la aproximación del depredador, y así, el factor vigilancia, no nos complica la interpretación de los resultados obtenidos. La figura 10.3 nos muestra el número de ataques que un zapatero puede recibir, en función del tamaño del grupo en que vive. Claramente, la tasa de ataques por individuo se reduce rápidamente al aumentar el tamaño del grupo. Lo interesante, sin embargo, es que la tasa de predación observada es ligeramente más baja que la esperada si esta se calcula simplemente a partir del efecto del factor disolución; debido a que la vigilancia no existe, esta discrepancia ha de ser relacionada por tanto con el efecto confusión antes apuntado (Foster y Treherne, 1981; Huntingford, 1984).

Finalmente, la vida en grupo puede ser también beneficiosa por la mayor efectividad en el enfrentamiento contra los depredadores que pueden experimentar varios animales juntos con respecto al individuo

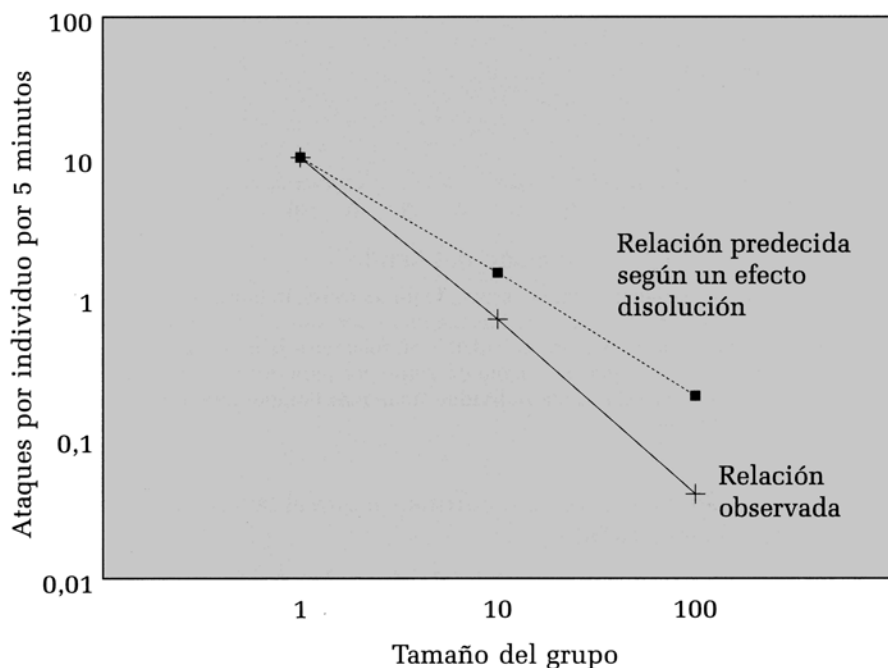


Figura 10.3.–Número de ataques que distintas especies de peces dirigen hacía zapateros marinos, según el tamaño del grupo de los zapateros. La correlación entre el número de capturas por unidad de tiempo y tamaño del grupo es –0,66, p < 0,01. Cuanto mayor es el grupo, menor es la probabilidad de que a un individuo dado se lo coman, tanto por la existencia de un efecto disolución como de un efecto confusión (ver texto). Según Foster y Treherne (1981), modificado.

solo (Huntingford 1984). Los Zorzales reales (*Turdus pilaris*) que nidifican colonialmente, por ejemplo, se ha podido comprobar que son mucho más eficientes en causar la huida de los posibles depredadores («mobbing») que no las parejas solitarias, y el éxito reproductor de los animales coloniales es así mucho más elevado que el de los solitarios (Wicklund y Andersson, 1980).

10.1.2. Optimización de la búsqueda de alimento

El tamaño del grupo puede influenciar la tasa en la que las manchas de alimento son descubiertas (Pulliam y Caraco, 1984). Experimentos con Piquituertos cautivos (*Loxia curvirostra*), en los que se les suministraban varios árboles artificiales con piñas, de los cuales sólo unos pocos tenían piñones, han mostrado que para localizar el alimento, un individuo sólo precisaba una media de 81,7 seg (SD = 75,16), mientras que un grupo de dos reducía el tiempo de búsqueda individual a 33 seg (SD = 35,90) (Benkman, 1988). Experimentos similares con Verderones (*Carduelis chloris*) muestran más o menos el mismo patrón (fig. 10.4) (Hake y Ekman, 1988). La razón de esto, está en el hecho de que muchos animales buscan recursos no sólo intentando localizar alimento *per se*, sino también siendo sensibles a la actividad de alimentación por parte de los demás individuos: es lo que los sajones han dado en llamar «local enhancement», esto es, búsqueda de alimento por búsqueda de actividad de alimentación (Benkman, 1988).

Sin embargo, y a pesar de esta ventaja, varios investigadores se han dado cuenta de que la media de alimento ingerido a lo largo de distintos días no varía por el hecho de vivir en grupos, ya que los animales en un grupo se pelean más y «pierden» más tiempo en interaccionar con los otros individuos (Ekman y Hake, 1988; Benkman, 1988). En principio, esto reduciría las ventajas teóricas de vivir en grupo. Estudios más detallados, sin embargo, han demostrado que aunque la media es constante, la varianza en la cantidad de alimento ingerida entre días es reducida al vivir en grupo, y ésta, desde el punto de vista de la economía del individuo, tiene mucha más importancia que la media (fig. 10.5) (Ekman y Hake, 1988). Esta reducción en la varianza en la cantidad de alimento ingerido es por tanto la otra gran ventaja relacionada con la ingestión del alimento que proporciona el vivir en grupos.

10.1.3. Costes de la vida en grupo y su tamaño óptimo

A pesar de sus innumerables ventajas, la vida en grupo también presenta inconvenientes. Uno de los más importantes, es realmente muy obvio y ya lo hemos comentado: un animal solo, no se pelea con nadie, pero si tiene que compartir los distintos recursos con otros individuos, aparecen conflictos de intereses, que en muchos casos, pueden desencadenar

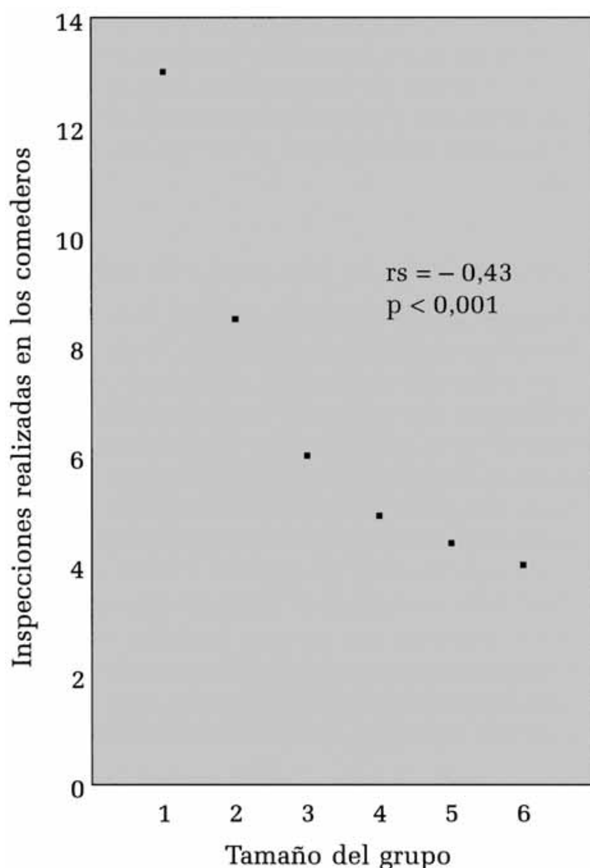


Figura 10.4.–Reducción en el tiempo de espera hasta que un verderón encuentra comida (medido como el número de inspecciones realizadas en los comederos), según el tamaño del bando: cuanto mayor es el grupo, y por imitación, antes encuentra su alimento un individuo dado. Cuando el tamaño del grupo se incrementa ya desmesuradamente (es demasiado grande), la efectividad del método se reduce, hasta que llega un momento en el que no por qué haya más individuos, el individuo dado encuentra más alimento, rs = coeficiente de correlación de Spearman. Según Hake y Ekman (1988), modificado.

peleas y agresiones (Huntingford y Turner, 1987). Así, el número de amenazas realizadas por un individuo en un grupo, es así en parte proporcional al tamaño de éste (fig. 10.6) (Thompson, 1960; Balph, 1977; Bekoff y Scott, 1989), y las luchas, a parte del riesgo de lesión física, reducen en gran manera la cantidad de tiempo disponible para alimentarse y vigilar.

Otra de las desventajas tiene que ver con la velocidad con que el animal va ingiriendo el alimento. Por ejemplo, el jilguero que comentábamos al principio, se alimenta de las semillas que producen distintas malas hierbas. Estas semillas están dentro de pequeños contenedores, o cabezas. El número de semillas por cabeza es limitado, en general entre 20 y 100

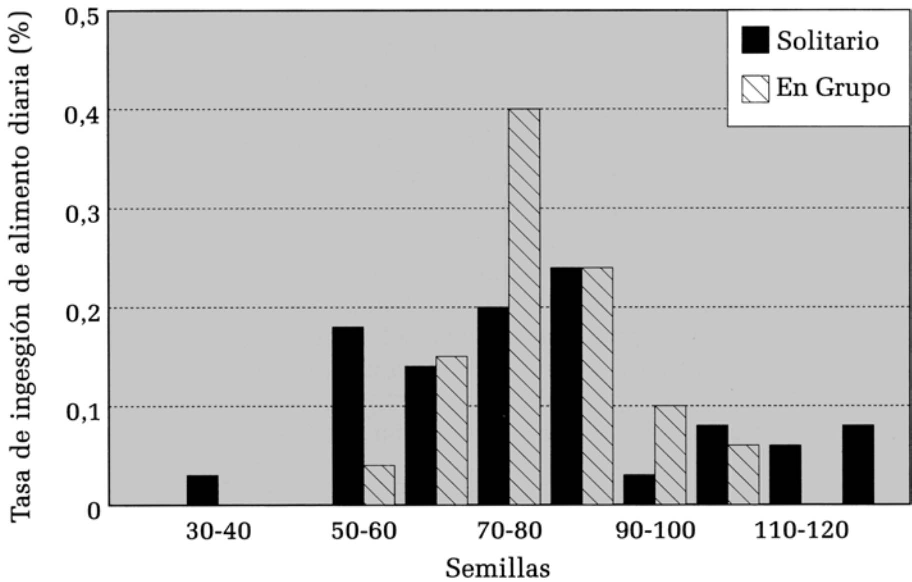


Figura 10.5.–Distribución de frecuencias (en porcentaje) del número de semillas ingeridas diariamente por verderones cautivos según busquen alimento en solitario o dentro de un grupo. La media de varios días es en los dos casos la misma; los verderones ingieren unas 80-90 semillas, pero la varianza es mucho mayor en el caso del animal solitario: algunos días encuentra mucho alimento, pero otros días casi no come. Según Ekman y Hake (1988), modificado.

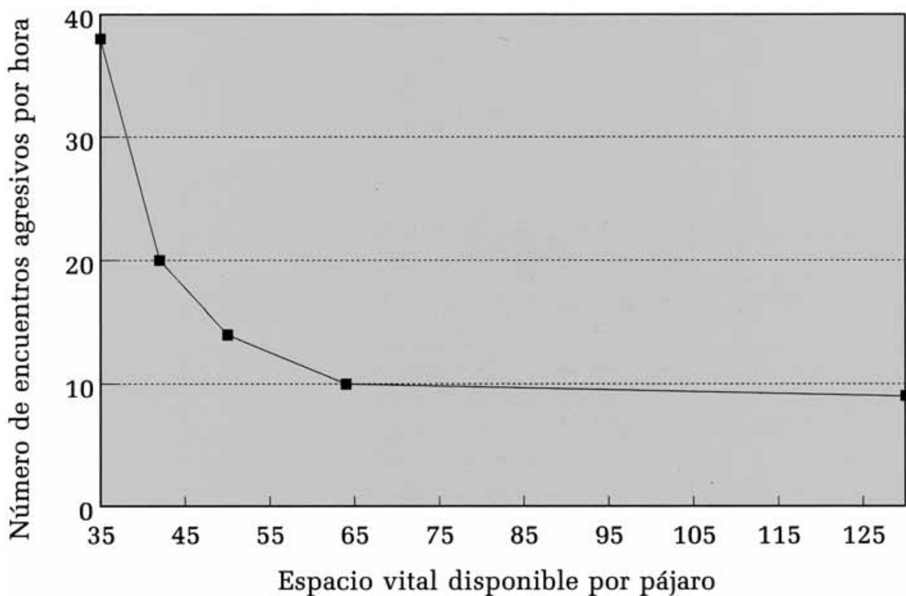


Figura 10.6.–Variación en el número de encuentros agresivos por hora en pájaros cautivos de la especie *Carpodacus mexicanus*, según el espacio disponible por pájaro. A mayor espacio, y por tanto, menor densidad, menos se pelean los pájaros. Según Thompson (1960), modificado.

semillas según la planta, y por tanto, una vez estas han sido consumidas, el animal tiene que desplazarse a otra cabeza. En grupos pequeños, de tres a ocho pájaros, el intervalo de tiempo entre planta y planta es corto, entre 1 y 2 segundos. Sin embargo, para un grupo de 15 individuos el intervalo de tiempo de búsqueda sube a casi 6 segundos, haciendo que en muchos casos el comer en grupo ya no sea tan rentable (fig. 10.7, Glück, 1987a). Tenemos por tanto, que a partir de un determinado tamaño del grupo, las desventajas pueden ser mayores que las posibles ventajas. En consecuencia, los animales han de sopesar pros y contras, y encontrar el punto de equilibrio. Pero la cosa es todavía más complicada: siguiendo con este mismo ejemplo de los jilgueros, se ha podido comprobar que el tamaño de grupo óptimo dependerá del número de semillas que tenga cada planta: si sólo tiene 20 semillas por cabeza, el número máximo de

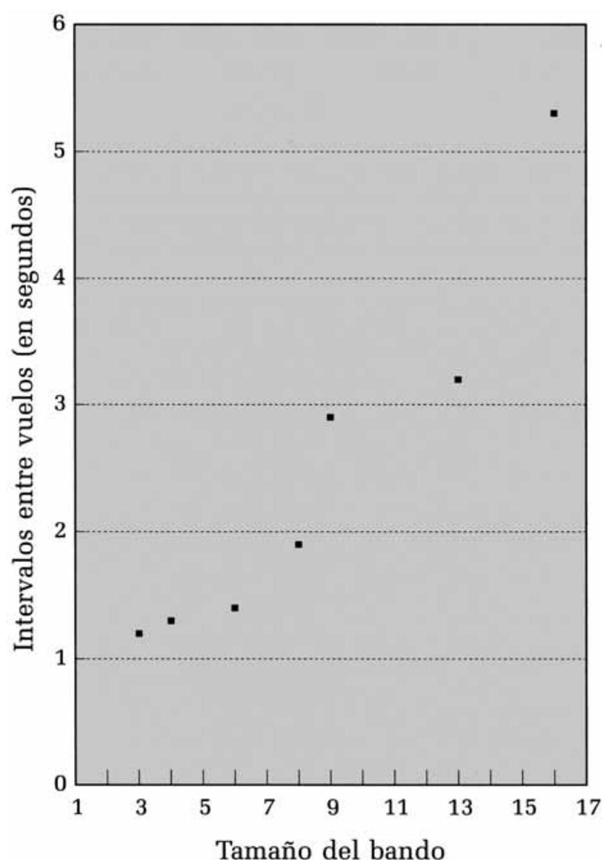


Figura 10.7.–Tiempo, en segundos, que cada jilguero se pasa volando para ir de una planta a la siguiente, según el tamaño del bando. La densidad de plantas se mantenía constante a 34 plantas por m². Cuantos más individuos hay en el bando, más tiene que desplazarse un individuo dado para acceder a la siguiente planta. Según Gluck (1987a), modificado.

pájaros en el bando que es permisible es de 6; si tiene 60 semillas, el número máximo puede incrementarse hasta 15, ya que la energía obtenida antes del desplazamiento es suficiente para compensarlo (Glück, 1987a).

Dados todos estos factores, podemos suponer que el tamaño óptimo del grupo será el resultado de una compleja interacción entre los distintos costes y beneficios de esa vida en común. Para intentar averiguar hasta qué punto cada uno de estos factores influencia la solución final, diversos investigadores han tratado de desarrollar modelos matemáticos teóricos que puedan predecir, de una forma multifactorial, los tamaños reales de grupo que encontramos en la naturaleza. De entre todos los modelos, el que quizás ha tenido más éxito e interpreta mejor lo que ocurre en la vida real, es el de Caraco (1979), que fue diseñado para investigar el significado adaptativo de los distintos tamaños de bando que muchos pájaros forman durante el invierno. El modelo incluye como asunciones los distintos factores que hemos ido revisando en las secciones anteriores, esto es, que lo más importante para un individuo es aumentar su tasa de supervivencia invernal, y que aunque estos animales sean vulnerables a los depredadores, pueden intentar evitarlos si los detectan con suficiente antelación. Para evitar morir de inanición, los pájaros han de obtener una cantidad mínima de energía por día, siendo esta cantidad dependiente, al menos en parte, del tiempo que puedan dedicar a buscar alimento. Así mismo, también se asume que los animales pueden pelearse para monopolizar o utilizar pequeñas porciones de alimento o zonas de alimentación.

El modelo tiene en cuenta además que si un animal decide unirse a un bando, podrá gastar menos tiempo en vigilar a los depredadores, y por tanto tendrá más tiempo disponible para comer (ver secciones anteriores). Así mismo, suponiendo que la vida en grupo no haga a los pájaros más conspicuos, y que todos los individuos tengan la misma probabilidad de ser capturados por el depredador, la vida en grupo también reduce la vulnerabilidad de cada individuo debido al factor disolución. El modelo incluye además el hecho de que vivir en grupos expone a los pájaros a mayores tasas de interferencia causadas por la agresividad de sus compañeros, y por tanto, el tiempo disponible para buscar alimento se reduce al aumentar el tamaño del grupo (fig. 10.8).

La finalidad de las distintas formulaciones matemáticas desarrolladas por Caraco y colaboradores es predecir cómo deberían comportarse los distintos individuos de la población a fin de maximizar su supervivencia invernal, la cual va a depender, en última instancia, de la cantidad de tiempo que el animal puede dedicar a buscar alimento, a la vez que evita ser predado. El modelo, lo que hace por tanto, es calcular cuál es el tamaño del grupo que maximiza la tasa de vigilancia y minimiza la tasa de interferencia y de predación. La solución al problema es puramente matemática, y aparece desarrollada en forma simplificada en Huntingford (1984).

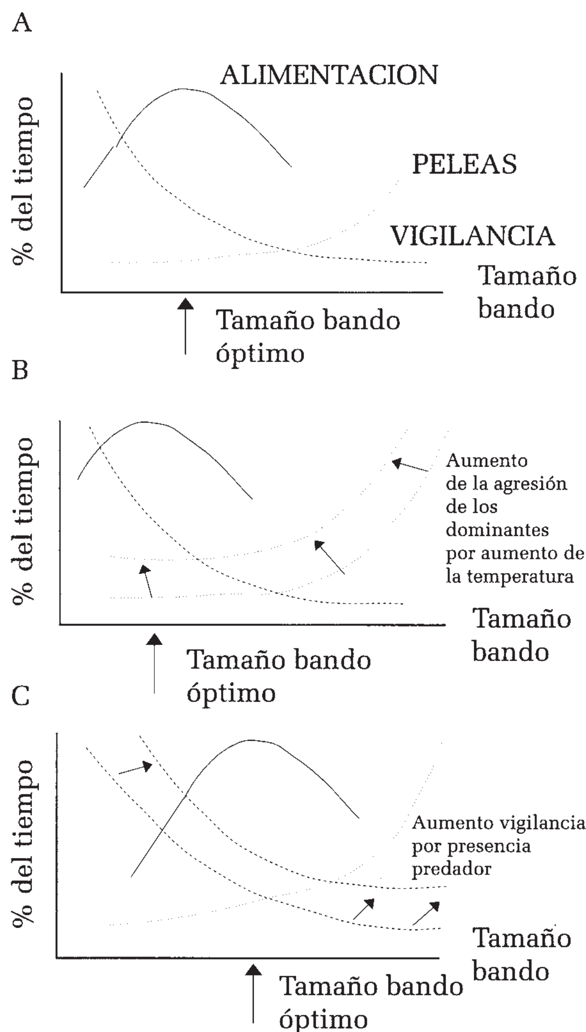


Figura 10.8.–Modelo de Caraco y colaboradores sobre el tamaño óptimo de un bando de pájaros. (A) A medida que el tamaño del bando aumenta, los distintos individuos pasan a pelearse más, pero también vigilan menos (ver figs. 10.1 y 10.6). Un tamaño de bando intermedio proporciona la mayor proporción de tiempo alimentándose (tamaño óptimo). (B) A mayores temperaturas (o cuando el alimento es más abundante), los dominantes pueden permitirse gastar más tiempo atacando a los subordinados. Como consecuencia, el tamaño óptimo para un pájaro intermedio decrece. (C) Cuando experimentalmente se hace que un depredador sobrevuele al bando, aumentando por tanto el riesgo de predación, la tasa de vigilancia aumenta, y consecuentemente el tamaño óptimo del grupo también aumenta (basado en Krebs y Davies, 1987, modificado).

Las predicciones principales de la simulación matemática desarrollada por Caraco son dos: 1) Si el riesgo de predación es alto, ya sea debido a la abundancia de predadores o a la falta de lugares donde cobijarse, la

tasa de vigilancia aumentará, a la vez que se reducirán el número de interacciones agresivas (i. e.: interferencia). Así mismo, la probabilidad de recibir un ataque será alta, y el efecto disolución tendrá gran importancia. Como consecuencia el tamaño del grupo aumentará. Este impacto de los predadores sobre el tamaño del grupo aparece también en otros modelos, pero lo verdaderamente interesante del presente, es que también predice un efecto sobre la tasa de vigilancia y de interferencia. 2) A altas temperaturas, o a altas densidades de alimento, menos tiempo se necesita para buscar alimento, y por tanto, más tiempo puede ser invertido en intentar echar a los competidores y aumentar la interferencia; en estas condiciones, los individuos competitivamente menos aptos, deberían dejar el grupo, de forma que el tamaño de éste disminuye. Esta predicción no es demasiado intuitiva, con lo cual la utilidad del modelo aumenta.

En los últimos años, han aparecido muchos trabajos experimentales que han intentado testar estas predicciones en el campo. Caraco *et al.* (1980) se dedicaron así a observar el efecto que tenía soltar un ratonero (*Buteo sp.*) amaestrado en las proximidades de grupos de pájaros, concretamente de juncos (*Junco hyemalis*), que se alimentaban en grupo, anotando la fracción de tiempo dedicada a vigilar, alimentarse e interferir unos con otros, para distintos tamaños del bando. Los resultados se ajustaban a lo que predecía el modelo (tabla 10.1), y así, al aparecer el ratonero, el tamaño del grupo aumentaba, y los pájaros vigilaban más y se peleaban menos. Las observaciones del tamaño del bando a distintas temperaturas también corroboraron las predicciones del modelo: cuando la temperatura aumentaba de 9 a 19 grados, una quinta parte del tiempo antes utilizada para comer, se redirigía a otras actividades, produciéndose cinco veces más agresiones, y una reducción lógica en el tamaño del grupo. Incrementar la cantidad de alimento disponible tenia resultados muy parecidos (Caraco, 1979). El modelo había conseguido así tener valor predictivo. A partir de ahí podía ya ser utilizado para testar nuevas hipótesis e introducir poco a poco, cada vez más variables.

Recapitulando, tenemos por tanto que el tamaño óptimo del grupo es el resultado de un compromiso entre las distintas ventajas e inconve-

Tabla 10.1.–Test de las predicciones del modelo de Caraco *et al.* (1980); efecto de la presencia de un predador sobre el tamaño del grupo y su comportamiento y utilización del tiempo. ( ) se refiere al cambio de valor que se produce después de que los animales sean expuestos a un predador.

Tamaño del bando	1	3-4	6-7
Tamaño muestral	159 (79)	162 (52)	149 (162)
% del tiempo utilizado en:			
Vigilar	0,3 (0,57)	0,13 (0,27)	0,07 (0,33)
Alimentarse	0,7 (0,43)	0,77 (0,69)	0,85 (0,60)
Interferir a compañeros	0,0 (0,00)	0,10 (0,04)	0,08 (0,07)

nientes obtenidos, y que los factores que influencian ese compromiso son muchos y variados. Aquí hemos comentado sólo unos pocos, y no necesariamente todos los factores influencian a todas las especies: jilgueros, caballos o tábanos no se agrupan necesariamente por las mismas razones, pero sí que lo harán por alguna o todas las razones que hemos discutido, sopesando, en cada caso, los distintos costes y beneficios.

10.2. Interacción social, comunicación agonística y jerarquías sociales

Como ya se ha comentado, el compartir, ya sea espacio, alimento o cualquier otro tipo de recursos, genera un conflicto de intereses entre los distintos elementos del grupo. Estos conflictos se solucionan interaccionando, proceso en el cual existe un intercambio de información sobre el estado motivacional de los dos individuos (Huntingford y Turner, 1987). De entre todos los tipos de interacción, la más importante y común es la agonística (Huntingford y Turner, 1987).

10.2.1. Comunicación Agonística

La forma más típica de interacción agonística es aquella en que un animal agrede a su oponente (Huntingford y Turner, 1987). El fin de estas agresiones se asume que es conseguir que el oponente se vaya (e. g., Paton y Caryl, 1986). En las especies territoriales o no sociales este fin parece muy lógico (Wilson, 1992a). Sin embargo, en las especies sociales que viven en grupos estables, echar al compañero no tiene sentido, ya que con esa actitud, los distintos elementos del grupo poco a poco se irían distanciando, hasta conducir a la posible desmembración del mismo (e. g., Senar, 1990; Hogstad, 1987b). Como resultado de ello, la interacción agonística sería desventajosa y costosa para ambos contendientes, y el proceso evolutivo tendería a eliminarla como una forma de comunicación. El fin de esos despliegues, por tanto, debe de ser otro. Si asumimos que un despliegue agonístico es una forma de obtener/retener el recurso (Enquist, 1985), en las especies sociales un despliegue efectivo no será el que cause la retirada del oponente, sino el que permita al actor utilizar el recurso; si el otro individuo también lo utiliza o no, no tiene en principio importancia (Senar, 1990). Estudios recientes parecen confirmar este punto de vista: ante un despliegue agonístico, las respuestas no agresivas (e. g., sumisión o falta de respuesta) conducen a que ambos contendientes compartan el recurso, y la información transmitida con el despliegue tiene que ver con el grado de tolerancia del actor a la presencia del oponente y el tipo de conductas que le tolera (fig. 10.9) (Senar, 1990). Por ejemplo, si el oponente es un subordinado, una respuesta sumisa es claramente tolerada. Si el

oponente es ya más peligroso, o el recurso tiene para el actor mucho valor, el actor puede exigir que el otro individuo se aparte un poco, o incluso que se vaya. Y si el oponente no hace caso a esta información sobre el grado de tolerancia del actor, éste atacará. Sin embargo, el hecho de que los distintos despliegues agonísticos se relacionen con distintas probabilidades de ataque no significa que la probabilidad de ataque sea la información que se transmite en los distintos despliegues (e. g., Maynard Smith, 1982): el ataque es simplemente la «herramienta» (Toates, 1980) mediante la cual los individuos intolerantes son capaces de echar a los oponentes «peligrosos» (Senar, 1990).

La comunicación agonística es por tanto una importante forma de interacción social que regula la vida en grupo, intentando reducir al máximo las agresiones físicas, y consiguiendo que las relaciones entre los distintos elementos del grupo sean más fluidas (Balph 1979).

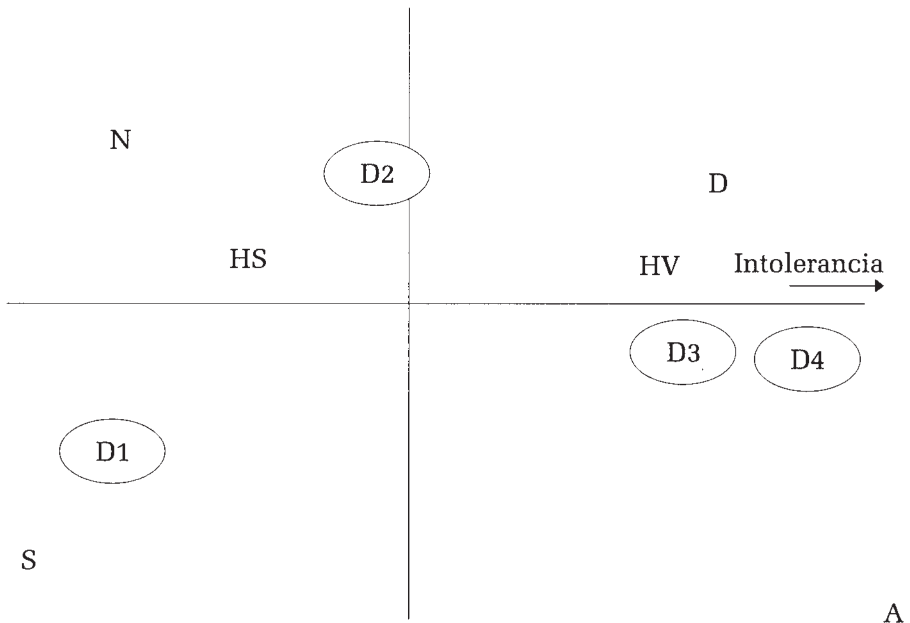


Figura 10.9.–Relación entre los distintos despliegues agresivos (amenazas) utilizados por el Lúgano (D1-D4), y las respuestas que da el individuo que los recibe. 5: sumisión, N: indiferencia, HS: huida saltando, HV: huida volando, D: despliegue, A: ataque con agresión física. El gráfico se ha obtenido aplicando un análisis factorial de correspondencias a la matriz de frecuencias que relaciona los comportamientos de los dos individuos (actor y reactor). El despliegue tipo D1 es muy «tolerante», y permite respuestas del tipo sumisión (S) o incluso la falta de respuesta (N) (mientras no sea agresiva). Por el contrario, y en el otro extremo, un despliegue tipo D4 es muy intolerante, de manera que el receptor de ese despliegue se ve obligado a replicar agresivamente (D o mayormente A), o si no replica, a huir volando (HV). Según Senar (1990), modificado y recalculado.

10.2.2. Dominantes y subordinados

Si analizamos el tipo de despliegues utilizados por los distintos elementos del grupo, y muy especialmente las respuestas que los distintos individuos dan a esos despliegues, veremos que existen dos tipos de individuos: unos que quitan el alimento u otros recursos a los otros, responden con mucha agresividad si algún otro individuo les agrede, pero por contra, son capaces de tolerar la presencia de otros individuos en sus proximidades sin atacarlos; y otros individuos que principalmente huyen, ante el ataque o simplemente aproximación de otros, y que si agreden tienden a hacerlo con amenazas de poca intensidad (e. g., Senar *et al.*, 1990; Wilson, 1992a). Si asumimos que un individuo pierde un enfrentamiento si el oponente le responde con ataque o despliegue, en vez de huir o realizar sumisión, vemos además que existen unos individuos que ganan la mayoría de sus enfrentamientos, mientras que otros pierden en una proporción muy elevada. Esta asimetría en el número de enfrentamientos ganados, ha sido desde siempre relacionada con la dominancia, y a los individuos del grupo se les ha dividido por tanto, en dominantes y subordinados. Asimismo, el grado de dominancia de un individuo con respecto a los otros miembros del grupo se le denomina rango social, siendo la jerarquía social la ordenación de todos los individuos según su rango.

10.2.3. Medición del grado de dominancia

El método más sencillo para comprobar si un animal es dominante sobre otro es computar el porcentaje de enfrentamientos que ese individuo ha ganado sobre el número total de enfrentamientos observados entre esos dos individuos. La frecuencia observada es entonces comparada mediante un test de chi-cuadrado o G con el valor esperado si no hubiera dominancia (i. e., si cada individuo ganase un 50% de los encuentros). Si la diferencia entre observado y esperado es significativa, podemos concluir que ese individuo es dominante sobre el otro. Esta medición es lo que podríamos llamar el grado de dominancia «dial» (Senar *et al.,* 1989), esto es, pareja a pareja de individuos. Debido a que en muchos casos el que A sea dominante sobre B y B sobre C, no significa que A haya de dominar a C (propiedad transitiva) esta es una medida de dominancia muy usual para estudiar la importancia del factor dominancia sobre distintas variables. Así mismo, esta medida enfatiza el valor relativo de la dominancia: un individuo dominante en un grupo, puede ser subordinado en otro de modo que la dominancia *per se* no es un carácter que el individuo posee, sino una variable que caracteriza la relación entre dos individuos (Huntingford y Turner, 1987; Barrette, 1987).

En ocasiones, sin embargo, puede interesar tener una medida global del grado de dominancia de un individuo dentro de un grupo. Uno de los casos más usuales es cuando se quieren aplicar tests paramétricos (e. g.,

correlaciones) que nos relacionen la dominancia con otras variables, o nos interesa valorar la magnitud de la diferencia en el grado de dominancia de varios individuos. En este caso la medida de dominancia más usual es la llamada «tasa de dominancia», calculada para cada individuo como el número total de veces que gana enfrentamientos, dividido por el número total de enfrentamientos en que ese individuo se ha visto implicado con los distintos miembros del grupo (ver Arcese y Ludwig, 1986, para una revisión sobre el tema).

Esta medida de dominancia es sin embargo excesivamente simplificada, y no tiene en cuenta sobre cuantos individuos es el animal dominante. Afortunadamente existen en la actualidad nuevos métodos que evitan este problema (ver, por ejemplo, Boyd y Silk, 1983; McMahan y Morris, 1984). Otro método adicional para obtener medidas cardinales de dominancia es aplicar un Análisis Factorial de Correspondencias a la matriz que relaciona los distintos individuos del grupo con los comportamientos que realizan o reciben (e. g., Senar *et al.,* 1990). En este análisis, el primer factor esta relacionado con el grado de dominancia del individuo, y las coordenadas de cada individuo con relación a ese factor son una buena medida de su dominancia respecto a los demás individuos del grupo. La ventaja que tiene este análisis es que obtiene el valor de dominancia de cada individuo no sólo con respecto al número de enfrentamientos que gana, sino también teniendo en cuenta el tipo de comportamientos que utiliza.

10.2.4. ¿Qué hace que un individuo sea dominante?

Desde los principios de la etología, siempre ha existido un interés especial en averiguar en que se diferencian dominantes y subordinados, y cuáles son las características que hacen que un individuo sea dominante sobre otros (e. g., Schein, 1975). Entre los distintos factores analizados, se ha visto que los machos son generalmente dominantes sobre las hembras, los adultos sobre los jóvenes, los animales de mayor tamaño sobre los más pequeños, y los que ya están familiarizados con una zona con respecto a los recién llegados (e. g., Balph, 1977; Ketterson, 1979; Yasukawa y Bick, 1983; Järvi y Bakken, 1984; Arcese y Smith, 1985; Hogstad, 1987a; Piper y Wiley, 1989; Holberton *et al.,* 1990; Cristol *et al.,* 1990; Wilson, 1992). La cosa, sin embargo, es más complicada que todo esto. Así, por ejemplo, los machos o los animales adultos son mayores que las hembras o los jóvenes, de modo que ya no sabemos si la mayor dominancia de un macho es debida a que es macho, o a su tamaño. Para intentar averiguar qué factor es más importante, se han realizado correlaciones múltiples paso a paso intentando relacionar todas estas variables entre sí: el resultado de estas correlaciones fueron que el factor más importante es el tamaño, seguido de la familiaridad con la zona, la edad, y finalmente el sexo (Ketterson 1979). Podemos afirmar por tanto, que al menos para las especies que han sido

estudiadas, los machos son más dominantes no por ser machos, sino por ser de mayor tamaño (ver, sin embargo, Arcese y Smith, 1985, y Piper y Wiley, 1989; Ritchison, 1985; Hogstad, 1993; Senar *et al.,* 1993, son algunos ejemplos de que el tamaño no siempre determina dominancia).

Además de las características fenotípicas, el genotipo también puede tener su importancia para determinar el estatus de un individuo. Varios estudios han demostrado así que los hijos de individuos dominantes son también dominantes (Boag y Alway, 1981; Moss *et al.*, 1985; Stewart, 1987). Estudios recientes, sin embargo, enfatizan que el ambiente en el cual un individuo se desarrolla, tiene más importancia que no el factor hereditario (Westman, 1990). En sus experimentos con Carboneros comunes (*Parus major*), y de forma resumida, Westman intercambió huevos entre parejas de distintos grados de dominancia, y al observar el subsiguiente grado de dominancia de los juveniles vio que éstos eran más parecidos al de la pareja adoptiva, especialmente la hembra, que no al de sus verdaderos padres. Los resultados fueron interpretados en el sentido de que las hembras dominantes buscaban alimento de una forma más eficiente y cuidaban mejor a sus hijos que las hembras subordinadas, presentando esos individuos por tanto, mejores características para competir, aunque la posibilidad de algún tipo de aprendizaje tampoco debe descartarse (Westman, 1990).

10.2.5. Señalización del estatus

Del mismo modo que nosotros podemos predecir, más o menos, el grado de dominancia de un individuo en un grupo, conociendo su sexo, edad o tamaño, parece lógico pensar que los distintos miembros de su grupo pueden también utilizar los mismos caracteres para conocer la habilidad competitiva de ese oponente. Esto sería especialmente útil en grupos con poca estabilidad y en los que la mayoría de los individuos no se reconocen individualmente, ya que de esta manera, al saber cada individuo si su oponente es dominante o no, y por tanto si tiene alguna posibilidad en el enfrentamiento, se evitarían muchas luchas y agresiones (Krebs y Davies, 1987). Diversos estudios han demostrado que esto se cumple en muchas especies, especialmente de aves, de modo que como el sexo o la edad se asocian a distintas coloraciones del plumaje (los dominantes, en general, con un mayor número de listas o manchas oscuras o negras), los animales aprenden a asociar esa coloración con el grado de dominancia que el individuo pueda tener (Krebs y Davies, 1987; Whitfield, 1987). El plumaje se convierte así, y de forma indirecta, en un señalizador de estatus social (Baiph *et al.,* 1979). Un ingenioso experimento, llevado a cabo por Järvi y Bakken (1984) lo ilustra claramente: en él Järvi y Bakken montaban un Carbonero naturalizado en el centro de un comedero al que un grupo de carboreros salvajes acudían regularmente para buscar alimento. Los

pájaros que se aproximaban sólo podían hacerlo desde uno de los lados, y cuando lo hacían, el carbonero naturalizado era girado por control remoto, de modo que de pronto miraba al individuo que se aproximaba y le mostraba su banda negra. El experimento se repetía varias veces, utilizando pájaros disecados con distinto tamaño de la banda. Lo que se pudo comprobar fue que cuando el individuo que se aproximaba tenía una banda menor que el disecado, éste se comportaba de forma suma y no tocaba la comida, mientras que en el caso contrario, los carboneros con mayores manchas que el disecado, lo atacaban. Estos resultados sugieren de forma muy clara que los pájaros valoran la diferencia de estatus entre ellos y los oponentes por la anchura relativa de su banda con respecto a la del otro individuo, de forma que el plumaje puede determinar el resultado de un encuentro (Whitfield, 1987). La pregunta inmediata que se han planteado muchos investigadores es entonces, por qué los individuos subordinados no adquieren plumajes más oscuros a fin de parecer dominantes, y engañar de este modo a sus oponentes (Krebs y Davies, 1987). Estudios experimentales en los que se pintaba a un subordinado con la coloración de dominante han demostrado que la coloración sola no es suficiente para que un individuo sea tomado como tal; para que ese animal engañe a su oponente, además, se le tiene que inyectar testosterona: esto es, para que un animal sea tomado por dominante, éste no sólo ha de parecerlo, sino que también se ha de comportar como tal (Rohwer y Rohwer, 1978; Krebs y Davies, 1987; Järvi *et al.,* 1987; ver, sin embargo, Holberton *et al.,* 1989) (ver capítulo 7).

El razonamiento sobre la reducción en el número de agresiones por la existencia de un plumaje que señalice el estatus puede generalizarse de forma que funcione también dentro de cada sexo y edad (Whitfield, 1987). Sin embargo, y hasta la fecha, esta señalización sólo ha sido hallada en el Carbonero común, en el Gorrión común y en el Lúgano (Järvi y Bakken, 1984; Moller, 1987; Senar *et al.,* 1993), existiendo todavía respecto a las dos primeras especies resultados contradictorios (Ritchison, 1985; Pöysä, 1988; Wilson, 1992b; H. G. Smith com. pers.). Teóricamente, y algunos estudios así lo demuestran, estas marcas de estatus habrían de estar particularmente seleccionadas en especies con grupos de composición no estable, o en especies en las que en determinados momentos tienen lugar una gran cantidad de enfrentamientos entre individuos que no se conocen (e. g., durante la dispersión postgenerativa), ya que en estos casos sí que se reduciría el coste de valorar el estatus del oponente cada vez que dos individuos se enfrentaran (Rohwer, 1932; Lemel y Wallin, 1993). Evidentemente, si los grupos son estables, y los animales ya se conocen, la señalización ya no tiene sentido, y las manchas, posiblemente, serían utilizadas para reconocimiento individual (Whitfield, 1986, 1987). Dada la relativa estabilidad de los grupos de Carbonero o Gorrión, y el hecho que otros factores puedan tener gran importancia a la hora de decidir un en-

frentamiento (por ejemplo, el efecto de ser el poseedor del territorio), la señalización de estatus en estas especies debería ser tomada con cautela (Wilson, 1992b). El caso del Lúgano es distinto: en esta especie, existe una gran variabilidad intrasexual en el tamaño del babero que tienen debajo del pico (de 0 a casi 70 mm^2) (fig. 10.10), y si bien sus grupos son de composición estable, cada uno de ellos interacciona a lo largo del día con gran cantidad de individuos de otros grupos (Senar *et al.,* 1993). Los resultados del análisis de interacciones entre Lúganos cautivos y también entre individuos en estado salvaje mostraron una importante correlación entre el tamaño del babero y su estatus social, comprobándose que el estatus social era la única variable que después de mantener a los demás factores constantes (sexo, edad, longitud del ala, y peso) explicaban de forma significativa el tamaño de esa mancha (Senar *et al.,* 1993). La razón de que esto funcione así puede estar relacionada con la relación hallada por Moller y Erritzoe (1988) entre el tamaño de la mancha señalizadora de estatus de los machos con el tamaño de los testículos. Debido a que la concentración de andrógenos está relacionada tanto con los niveles de agresividad (y por tanto dominancia) como con la cantidad de pigmentación oscura (Moller y Erritzoe, 1988), una mancha grande está también correlacionada con mayor dominancia. De esta manera, y de nuevo, el plumaje puede ser de forma indirecta un señalizador de estatus, si bien hasta que no se conozcan mejor las rutas metabólicas que conducen a la formación de pigmentaciones negras, cualquier afirmación en este sentido es prematura.

10.2.6. Ventajas e inconvenientes de ser dominante o subordinado

Ser dominante conlleva numerosas ventajas, desde poder desplazar a los coespecíficos y tener por tanto preferencia en la explotación de recursos alimenticios limitados, como tener mayores posibilidades de obtener buenos territorios o experimentar un mayor éxito reproductor (e. g., Ekman y Askenmo, 1984; Arcese y Smith, 1985; Westman, 1990). Los dominantes se ha visto, asimismo, que presentan mayores reservas de grasa, y consiguientemente, poseen una mayor tasa de supervivencia



Figura 10.10.–Variación en el tamaño de la mancha negra que tiene el Lúgano debajo del pico. Esta mancha en forma de babero le sirve como señalizador del estatus de dominancia: a mayor mancha más dominante es el individuo. Según Senar *et al.* (1993), y Newton (1972), modificado.

que los subordinados (Baker y Fox, 1978; Arcese y Smith, 1985; Koivula y Oreli, 1988; Desrochers *et al.*, 1988; Piper y Wiley, 1990). Esta menor supervivencia de los subordinados se debe no solamente al hecho de tener un menor acceso a los recursos y presentar menores reservas de grasa, sino también al hecho de incurrir en un mayor riesgo de predación. Numerosos experimentos y observaciones sobre aves en estado natural han demostrado que los dominantes ocupan los microhábitats con menor depredación, forzando a los subordinados a buscar su alimento en zonas más expuestas a ésta, por ejemplo las partes más bajas o menos tupidas del árbol, en zonas más descubiertas, o simplemente en la periferia del grupo (Ketterson, 1979; Ekman y Askenmo, 1984; Ekman, 1987; Hogstad, 1988a, 198gb; Desrochers, 1989; Piper, 1990). Como sea que los depredadores prefieren cazar precisamente en estas zonas (Goldman, 1980; Mikkola, 1983; Ekman, 1986; Hogstad, 1986), tenemos que los subordinados siempre serán los más depredados. Ekman *et al.* (1981) y Hogstad (1986, 1988a) han podido demostrar esto de forma muy evidente: en unos bosques experimentales en Escandinavia habían anillado a todos los páridos de la zona, y conocían el estatus jerárquico de todos los individuos; al analizar las egagrópilas de las pequeñas rapaces nocturnas que habitaban en esa zona pudieron comprobar que todas las anillas encontradas pertenecían a subordinados!

En vista de las patentes desventajas que se les presentan a los subordinados al tener que convivir con los dominantes, la pregunta inmediata es por qué en muchas especies los subordinados no se van del grupo y viven solos o con otros subordinados. Para intentar responder a esta pregunta, Hogstad (1989) realizó una serie de experimentos en los que comparaba la supervivencia de los subordinados conviviendo con dominantes, con la de otros subordinados en cuyo grupo se había eliminado experimentalmente a los individuos de mayor rango. El resultado fue que los subordinados solos tenían menor supervivencia que cuando convivían con dominantes. La razón era su menor experiencia en la búsqueda del alimento (en general muchos de los subordinados son individuos juveniles) (Hogstad, 1989b). Trabajos adicionales han mostrado así que aunque la media de alimento ingerido por los subordinados es equivalente convivan o no con dominantes (cuando están solos no les quitan el alimento, pero encuentran menos), la varianza es mucho mayor en la ausencia de los dominantes (Hogstad, 1989a). De esta manera, y como vimos al principio del capítulo, la mayor varianza en la cantidad de alimento encontrada por unidad de tiempo del solitario, hace que para el subordinado vivir en grupo sea, dentro de lo malo, la mejor estrategia posible.

Sin embargo, y evidentemente, para el dominante no todo son ventajas. Estos individuos se pelean mucho entre sí, y sus enfrentamientos pueden ser de gran intensidad (Rohwer y Ewald, 1981; Järvi y Bakken, 1984; Ficken *et al.,* 1990; Senar, 1990; Senar *et al.,* 1990a). Asimismo se ha visto

que presentan mayores gastos metabólicos (Hogstad, 1987b), y que son los individuos que se dedican a avisar de la presencia de depredadores (Ficken y Witkin, 1977; Hogstad. 1987b, 1992), a buscar alimento (Glück, 1980) o a luchar contra los individuos de otros grupos, lo que conduce, en cierta manera, a una protección indirecta de los subordinados (Rohwer y Ewald, 1981; Senar *et al.,* 1990a).

La conclusión por tanto es que ser dominante o subordinado son dos formas de vida, y aunque los dominantes tienen algunas ventajas, los subordinados tienen otras (ver más adelante cómo esto puede variar en función de la ecología de cada especie).

10.2.7. Tamaño óptimo del grupo en función del rango

Hemos comentado que en general, a los subordinados no les interesa abandonar a los dominantes. Sin embargo, y bajo ciertas circunstancias, por ejemplo cuando el alimento es abundante o las temperaturas altas (i. e., no existe estrés energético), a los subordinados les puede ser más rentable abandonar temporalmente el grupo para evitar una competencia directa con los dominantes (Hogstad, 1988a). Esto conduce a que el tamaño óptimo del grupo del que hablábamos al principio del capítulo sea variable y esté sujeto a decisiones individuales ampliamente marcadas por el rango social (Ekman, 1989). Veamos cómo se resuelve este tamaño óptimo del grupo: si aceptamos que los hábitats difieren en calidad, podemos asumir que los distintos individuos irán llenando el ecosistema ocupando primero las zonas óptimas para pasar posteriormente a las subóptimas. A medida que las mejores posiciones se llenen, los subordinados se verán forzados a ocupar las zonas de menor calidad, de manera que la eficacia biológica del individuo («fitness») va disminuyendo con la disminución en rango. Tenemos por tanto que los individuos de rango más bajo deberían abandonar los hábitats óptimos cuando su eficacia ya fuese mejor en los hábitats alternativos que en los óptimos (fig. 10.11). Este modelo, desarrollado por Pulliam y Caraco (1984) y Ekman (1989) permite hacer varias predicciones (ver fig. 10.11):

1. El tamaño del grupo en los hábitats óptimos volverá a crecer de nuevo una vez el hábitat subóptimo se sature con solitarios.
2. En los hábitats subóptimos, los grupos serán menores.
3. El tamaño del grupo disminuirá a medida que disminuya la diferencia entre la calidad de los dos hábitats (gradiente de hábitats) (fig. 10.11B).
4. El tamaño del bando disminuirá cuanto más déspotas sean los dominantes, ya que esto implica una disminución más rápida en la eficacia de los individuos de rango más bajo (fig. 10.11C).

5. La distribución de los miembros de la población entre los distintos hábitats parece tener una única solución. Esta distribución será estable cuando cada miembro se asiente en la «mejor» zona que le corresponde según su dominancia, estando por tanto esta zona determinada por su habilidad para desplazar a los competidores de menor rango.
6. Los competidores déspotas se distribuirán entre los hábitats según su habilidad competitiva. Aún y así, esto no significa que los individuos establecidos en los hábitats óptimos sean todos competitivamente superiores a los individuos de hábitats subóptimos. Dentro de los hábitats subóptimos, las mejores posiciones de rango pueden conferir mejores condiciones que las posiciones más bajas dentro del hábitat óptimo: es mejor por tanto, en muchas ocasiones, ser cabeza de ratón, que cola de león (Ekman, 1989).

10.3. Grupos temporales y grupos estables

Tal y como hemos visto, los modelos matemáticos desarrollados por diversos estudios teóricos predicen que los distintos individuos y especialmente los subordinados, deberían abandonar la vida en grupo cuando las desventajas de vivir en él fuesen mayores que las ventajas; y al contrario, cuando los beneficios son mayores que los costes, los animales se deberían unir de nuevo (Pulliam y Caraco, 1984; Ekman, 1989). Esto se ha podido comprobar en distintas especies: en el *Parus inornatus* o en el *Junco hyemalis* se ha visto que los individuos subordinados pasan el invierno lejos de la presión de los dominantes, pero a costa de vivir en hábitats subóptimos (Dixon, 1949; Fretwell, 1969). En experimentos con verderones cautivos en los que se permitía a los distintos individuos elegir entre buscar alimento en solitario o con otros verderones, se comprobó que los distintos individuos escogían una situación u otra según la cantidad de alimento disponible (Ekman y Hake, 1988). En los bandos de gorriones (*Passer domesticus*) se ha visto que cuando un individuo encuentra alimento, emite unas llamadas tipo «chirrup» para intentar atraer a otros individuos. Sin embargo, esta llamada sólo la emiten si el recurso es abundante y puede repartirse fácilmente; si no es así, el gorrión se calla y prefiere alimentarse en solitario (Elgar, 1986). En las gaviotas (*Larus argentatus*) las hembras adultas y los jóvenes (esto es, los subordinados) cambian sus zonas de alimentación muy a menudo y utilizan áreas de calidad secundaria, cosa que no pasa con los machos adultos (Monaghan, 1980). Una segregación parecida pero a mayor escala se ha detectado en varias especies de Passeriformes: las hembras (subordinadas), se ven obligadas a realizar viajes migratorios más largos e invernar más al sur que los machos; la razón, de nuevo, parece ser evitar la competencia con la fracción dominante de la población (Ketterson y Nolan, 1983; Smith y Nilsson, 1987; Prescott y Middleton, 1990).

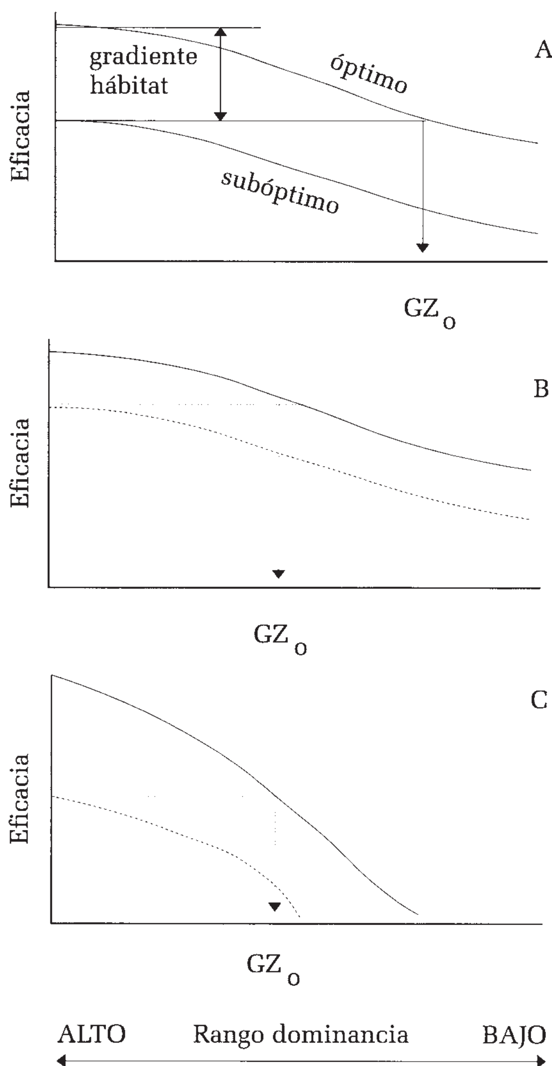


Figura 10.11.–(A) Tamaño del bando en un sistema social cerrado con una estructura jerárquica de dominancia, y eficacia biológica del miembro del grupo más subordinado según si esta en un hábitat óptimo (línea sólida) o subóptimo (línea entrecortada). La diferencia en calidad entre los dos hábitats viene marcada por la distancia vertical entre las dos curvas («gradiente hábitat»). Según el modelo, los individuos del bando con menor rango (los subordinados) deberían abandonar el hábitat óptimo (y por tanto su grupo) cuando su eficacia biológica como individuos solitarios pasase a ser mayor en el hábitat subóptimo que no en el óptimo. GZ_0 = tamaño del grupo del hábitat óptimo a partir del cual a los individuos les sería mejor empezar a abandonarlo para dirigirse a un hábitat subóptimo, no tan bueno, pero con menos competencia. (B) Muestra el efecto de un gradiente de calidad del hábitat no tan pronunciado (la distancia entre las dos curvas de eficacia es menor) sobre el tamaño del bando en el hábitat óptimo. (C) Muestra el efecto de que los dominantes sean más despóticos (la curva de la eficacia biológica disminuye muy rápidamente cuanto más subordinado es el individuo). Según Ekman (1989a), modificado.

Pero pese a estos ejemplos y a los modelos teóricos, lo verdaderamente interesante es que esta segregación de individuos, de dominantes y subordinados, en muchas especies no aparece, al menos en tal grado, y los grupos son de composición estable. En el Carbonero sibilino (*Parus montanus*), la única alternativa a los bosques de coníferas, el hábitat óptimo en que habitan, es la campiña en campo abierto; no obstante, los subordinados nunca se aventuran en esa zona, y nunca dejan por tanto, a su grupo (Ekman, 1979). Estudios recientes han mostrado que estos grupos de composición estable aparecen en bastantes especies (e. g., Brown, 1974; Saitou, 1982; Wilkinson, 1982; Racine y Thompson, 1983; Woolfenden y Fitzpatrick, 1984; Metcalfe, 1986; Ekman, 1989b; Senar, 1989; Matthysen, 1990). Esto nos lleva a que para entender los mecanismos de la sociabilidad, no es suficiente estudiar las razones de por qué los animales son gregarios: los beneficios que apuntábamos al principio del capítulo de por qué viven los animales en grupo, pueden obtenerse con meras agregaciones transitorias. Para entender qué es un grupo social, por tanto, hemos de profundizar mucho más, entendiendo cuáles son las limitaciones y beneficios que este sistema se autoimpone, y cuales son las opciones que se les abren a los distintos elementos del grupo (ver abajo) (Ekman, 1989b).

10.3.1. El ejemplo de los páridos

A lo largo de los años, han ido apareciendo una gran cantidad de trabajos descriptivos sobre la organización social de esta familia, hasta el punto que en la actualidad es uno de los grupos de aves mejor conocidos (ver Ekman, 1989b, y Matthysen, 1990, para una revisión). Su unidad social es una pareja adulta a la que a finales de verano, principios del otoño, se le unen varios individuos jóvenes. El número de jóvenes varía según las especies y la latitud, pero casi siempre esta formado por el mismo número de machos que de hembras, que se aparearán entre sí durante el otoño. Sumando jóvenes y adultos, el número típico de individuos en un grupo de páridos es así de unos cuatro a ocho pájaros, y el grupo se mantiene estable a lo largo de todo el invierno (Matthysen, 1990).

En la mayoría de los páridos, los grupos son territoriales, y defienden su área de deambulación frente a otros grupos. En algunas especies se ha comprobado que incluso existe un acoplamiento vocal entre los distintos miembro del bando, de modo que todos los individuos «pronuncian») sus distintas vocalizaciones de forma parecida, y los distintos elementos del grupo son capaces de reconocer si una determinada llamada ha sido emitida por un compañero o por un intruso (Nowicki, 1983, 1989; Mammen y Nowicki, 1981): en un simpático experimento en que se colocaba una grabadora en el centro de un territorio emitiendo llamadas de individuos de otro bando, Nowicki (1983) pudo comprobar cómo los distintos elementos del grupo se avalanzaban a picotear a la grabadora

intentando expulsar a los intrusos. Estos dialectos de grupo dan una idea de hasta que punto están integrados los distintos elementos del bando.

Dentro del grupo existe una jerarquía de dominancia lineal, en la que los adultos dominan a los jóvenes, y los machos a las hembras. Así mismo, los miembros de cada pareja tienen rangos de dominancia similares entre los individuos de su propio sexo. Esta ordenación trae como consecuencia que la pareja adulta, que ocupaba previamente el territorio, es dominante sobre los jóvenes recién llegados. Y dentro de los jóvenes, los primeros que se asientan en el área son también dominantes sobre los que aparecen después (Nilsson, 1988; Matthysen, 1990). A la llegada de la primavera, la pareja adulta será la que precisamente ocupe la mejor porción del territorio invernal, y establezca allí su territorio reproductor, y el resto de la zona será ocupada siguiendo un orden de prioridades asociado a la dominancia de cada pareja. Siguiendo este mismo orden, si la pareja adulta o alguno de sus miembros muere, es sustituida por los individuos que le siguen en la jerarquía. Los distintos miembros del grupo, así mismo, irán con el tiempo aumentando de rango, simplemente por el hecho de pasar a ser adultos y de estar ya asentados en un área. Por todo ello es por lo que a los subordinados de estas especies se les considera como subordinados transitorios que esperan ser algún día dominantes («hopeful dominants»), y este hecho en gran medida mitiga las desventajas durante el tiempo en que esos individuos son de menor rango (Ekman, 1989b). Dicho de otra manera: los subordinados no se van del grupo porque si no perderían su puesto en la cola que algún día les permitirá ser dominantes.

10.3.2. El sistema feudal

En 1981, Rohwer y Ewald presentaron un tipo de sistema social totalmente distinto al descrito anteriormente: en este sistema, tanto los dominantes como los subordinados obtienen ventajas, de forma que unos por unas razones, y los otros por otras, todos prefieren vivir en un grupo estable. En forma sucinta, la organización social de estas especies es muy parecida a la de un sistema feudal con siervos y señores: los dominantes permiten a sus subordinados utilizar las áreas de alimentación explotadas por ellos (en general zonas óptimas), y los toleran en sus proximidades. Los animales que no son de su grupo, sean dominantes o subordinados, no son sin embargo tolerados. Los dominantes, asimismo, protegen a sus «vasallos» frente a otros dominantes, de modo que las mayores tasas de enfrentamientos agresivos tienen lugar entre individuos de alto rango. Todo esto, por supuesto, se da a cambio de algo, y así los señores feudales (los dominantes) exigen a los subordinados, a modo de impuestos, parte del alimento que éstos encuentran (Rohwer y Ewald, 1981; Senar, 1989; Senar *et al.*, 1989, 1990a; Wiley, 1990). A fin de evitar el despotismo desmesurado de los dominantes que obligase a los subordinados a dejar el grupo, han

evolucionado mecanismos como el «respeto a la posesión», en el que los dominantes permiten que un subordinado que está en posesión de un recurso y realiza un despliegue agonístico (¡pero no un ataque!), se quede con él, y gane así aparentemente el enfrentamiento (Senar *et al.,* 1989).

Todos estos distintos mecanismos sólo aparecen en grupos ya estabilizados. Cuando los animales se unen experimentalmente entre sí de modo que los distintos individuos todavía no se conocen, nada de esto funciona: en experimentos realizados con Lúganos cautivos (*Carduelis spinus*), se ha podido comprobar que al principio los dominantes no toleran a los subordinados, las agresiones son de alta intensidad, y la disrupción del grupo es constante. En unos quince o veinte días, sin embargo, esa agrupación de individuos empieza a funcionar como un verdadero grupo, y a partir de ahí, aunque el bando interaccione con otros bandos, las relaciones entre los distintos miembros del grupo social se mantienen (Senar *et al.*, 1990a). Este sistema feudal ha sido especialmente descrito en los fringílidos nómadas y en algunos emberícidos (Rohwer y Ewald, 1981; Senar, 1989; Senar *et al.,* 1989; 1990a; Wiley, 1990). En estas especies, el territorio del grupo no es defendido frente a otros bandos, si bien los individuos ya asentados en una zona son dominantes sobre los recién llegados (Baiph *et al.*, 1979; Yasukawa y Bick, 1983; Piper y Wiley, 1989; Senar *et al.*, 1990a, b). En sus grupos, así mismo, los machos son dominantes sobre las hembras, pero la dominancia de los adultos sobre los jóvenes no esta nada clara y depende de las especies (Ketterson, 1979; Senar, 1985; Wiley, 1990). Otra característica que los diferencia de los páridos, es que su zona de deambulación invernal raramente será utilizada como territorio reproductor.

La alta integración social de estas especies viene ejemplificada, como en el caso de los páridos, por fenómenos de acoplamiento vocal que ayudan a mantener el contacto entre los miembros del grupo y aumentan su cohesión social (Mundinger, 1979), y por mecanismos de paso de alimento entre machos, de subordinados a dominantes, que reducen los niveles de agresividad y encuentros agonísticos («allofeeding», Senar, 1984; Popp, 1987).

La estabilidad de estos grupos sociales tipo sistema feudal, como ya se ha visto, beneficia tanto a los dominantes como a los subordinados, y el intercambio de miembros entre bandos actúa como factor disruptor de esta estabilidad (Senar *et al.*, 1990). Esto, junto con el hecho de que el que cambie de grupo va a pasar a ser subordinado (e. g., Baiph *et al.*, 1979), actúa como un eficaz alicate que mantiene la alta cohesión del grupo.

10.3.3. Las rutas hacia la sociabilidad: reevaluando causas y consecuencias

Los patrones de organización social de una especie están influenciados por dos tipos de factores, cada uno de los cuales actúa en dos escalas de

tiempo muy distintas: por un lado esta la escala a corto término, en la que se maximiza la tasa de supervivencia del individuo más o menos inmediata. Los cambios en distintos parámetros ambientales como son la presión de los predadores, la temperatura, o la cantidad de alimento disponible son, como ya hemos visto, algunos de los factores más típicos que influencian el tamaño de los grupos (e. g., Krebs y Davies, 1987; Pulliam y Caraco, 1984; Matthysen, 1990). No obstante, y debido a las fluctuaciones que en el tiempo van sufriendo estos factores, los más o menos frecuentes cambios en las condiciones ambientales conllevan cambios en el patrón de agrupación de las distintas especies, de modo que las agrupaciones reguladas sólo por estas variables, tienen una escasa estabilidad temporal.

En el otro extremo, y ya mucho menos estudiados, están los factores que actúan en una escala de tiempo mucho mayor, y que afectan tanto a la tasa de supervivencia del individuo como a su futuro éxito reproductor; éstos son los factores a los que nos referíamos al principio de esta sección y que en mayor medida afectan a las relaciones sociales a largo término entre los elementos del grupo (ver Ekman, 1989b; Matthysen, 1990). Los dos casos expuestos anteriormente sobre los páridos y sobre el sistema feudal son dos buenos ejemplos para discutir algunos de estos factores.

Dentro del sistema de organización social de los páridos, existen tres características clave: su importante sedentarismo, el hecho que su área de deambulación invernal sea posteriormente utilizada como territorio reproductor, y el hecho de que si el animal se va, ya sea por la saturación del hábitat o por la desventaja que supone ser recién llegado, le será muy difícil obtener un territorio reproductor: el animal no puede por tanto abandonar el grupo así como así, y perder toda la inversión de tiempo y recursos que éste supone; es mejor por tanto esperar y heredar un territorio bueno conocido, que no uno muy bueno pero que todavía se ha de encontrar (Senar, 1989). El camino hacia la sociabilidad de estas especies se basa por tanto en lo que podríamos llamar el «derecho de sucesión y el disfrute de los recursos heredados», de modo que los recursos que podrán ser utilizados en el futuro, moldean la organización social del presente (Myles, 1988). Este sistema de organización social basado en la herencia de recursos ha permitido explicar los patrones de organización de muchas especies, desde las termitas o las avispas, a las abubillas verdes, los páridos o a algunos córvidos, desde las ratas canguro o las marmotas, a incluso los bosquimanos del desierto del Kalahari (Myers, 1988; Ligon y Ligon, 1988; Senar, 1989; Woolfenden y Fitzpatrick, 1984; Waser, 1988; Armitage, 1988), y por tanto a esta interacción de factores relacionados con la herencia de recursos se les ha de considerar como una de las rutas más importantes que lleva a que muchos animales sean sociales (Slobodchikoff, 1988).

El segundo ejemplo, relacionado con un sistema de siervos y señores, es típico de los fringílidos nómadas (Senar, 1989). El factor clave en estas especies es su continuado movimiento: para poderse mover en grupo, y

mantener por tanto los beneficios de la agrupación estable, el bando debe estar socialmente muy integrado y mantener altos niveles de sincronización; si no fuera así, los individuos perderían fácilmente el contacto con el bando cuando éste se desplazara a otra área. Esta estrecha convivencia crea muchos conflictos (Huntingford y Turner, 1987), que han de ser compensados con toda una serie de elaborados mecanismos como son los del sistema feudal ya comentado. Por tanto, el camino hacia la sociabilidad en estas especies parece haber sido su deambulación continuada (Senar, 1989).

El mecanismo que ha llevado a estas especies nómadas a una vida social debe verse, no obstante, dadas las limitaciones del sistema, como una de las posibles soluciones al problema de aumentar la eficiencia en la explotación de los recursos. El Correlimos tridáctilo (*Calidris alba*), por ejemplo, es también una especie muy móvil. En ella la solución adoptada ha sido totalmente contrapuesta a la descrita anteriormente, y sus bandos son meras agrupaciones temporales de individuos (Myers, 1983): evidentemente, los muy móviles, o tienen grupos muy cohesionados o sus agrupaciones han de ser puramente casuales.

Esta variabilidad en el tipo de soluciones halladas a un mismo problema parece ser más o menos general (e. g., Slobodchikoff, 1988). Marluff y Balda (1988), han estudiado durante más de quince años a dos especies de arrendajos americanos que cohabitan en los bosques de coníferas del sudoeste de los Estados Unidos: el Arrendajo piñonero (*Gymnorhinus cyanocephalus*), *y el* Arrendajo de los arbustos (*Aphelocoma coerulescens*). Ambas especies se alimentan fundamentalmente de los piñones de las coníferas, y debido a las fluctuaciones en la abundancia de este tipo de alimento y a su impredecibilidad, ambas especies han debido de adaptar su sistema de organización social a este tipo de recurso. Las soluciones a las que ha llegado cada especie, son sin embargo diametralmente opuestas: los arrendajos de los arbustos no son buenos voladores, y por lo tanto, si un año hay poca producción de piñones, no pueden permitirse buscar zonas de buena fructificación si esto implica volar por extensas áreas. Para poder sobrevivir en los períodos de baja fructificación, la especie se ve obligada a utilizar otros alimentos de muy distinto tipo. Un área pequeña, con distintos tipos de alimentos disponibles ya puede ser defendida, y por lo tanto, la especie ha desarrollado un comportamiento territorial. Debido a que existen grandes extensiones disponibles de bosque, el arrendajo de los arbustos no satura su hábitat, por lo que los jóvenes se dispersan de sus territorios natales y se establecen en nuevos territorios con un coste no muy elevado. En cambio, los arrendajos piñoneros son buenos voladores, y por tanto, pueden permitirse volar largas distancias en busca de zonas con abundante fructificación. Un alimento localmente abundante, pero con los puntos de acumulación del recurso esparcidos en un área muy grande no puede ser defendido de forma económica: por

tanto, la especie no ha desarrollado la territorialidad, y vive, al igual que los fringílidos nómadas, en grupos altamente cohesionados. Este trabajo nos muestra claramente como las dos especies, tal y como han señalado Marluff y Balda (1988, 1992), han optado por dos soluciones muy distintas a mismo problema relacionado con la variabilidad espacio-temporal de sus recursos alimenticios.

El principal mensaje de este capítulo es, por tanto, que todo estudio sobre la organización social de una especie ha de intentar identificar los distintos factores que afectaran a largo plazo a la supervivencia y éxito reproductor de los distintos individuos, no olvidando nunca que un mismo problema puede tener distintas soluciones (Lott, 1991).

10.4. Resumen

Dos de las ventajas más importantes de vivir en grupo son el aumento en la detectabilidad de los depredadores y la mayor cantidad de alimento hallada. Existen, sin embargo, también unos costes, como pueden ser una mayor competencia a la hora de obtener el alimento, y un aumento de la conspicuidad que puede atraer la atención de los predadores. El tamaño concreto de los grupos de muy distintas especies, es el resultado de un compromiso entre estos costes y beneficios.

El convivir con otros individuos conduce a un conflicto de intereses entre los distintos elementos del grupo, y a una continua interacción entre sus miembros. La estructura en dominantes y subordinados es un tipo de organización social universal que en gran medida estabiliza ese conflicto de intereses, estableciendo el orden en que los distintos individuos del grupo accederán a los recursos. Los factores que hacen que un individuo sea dominante sobre otro varía entre especies, pero en general, sexo, edad, tamaño o poseer ya el recurso con anterioridad son importantes determinantes de la dominancia de un individuo sobre otro. El análisis de los costes y beneficios de ser dominante y subordinado muestra que ambas estrategias tienen ventajas e inconvenientes, de forma que incluso a los subordinados les es más rentable, en la mayoría de los casos, seguir en el grupo que vivir solos.

Dentro de los grupos animales, deben distinguirse los verdaderos grupos sociales, con composición más o menos estable, de las meras asociaciones de individuos (las agrupaciones). Los modelos teóricos sobre el tamaño óptimo de los grupos animales, según diversos factores, se refieren más bien al caso de las agrupaciones. Un grupo social, en cambio, es mucho más complejo. Pueden distinguirse en la actualidad, dos tipos de grupos sociales principales: los basados en la herencia del territorio, mediante el cual los individuos no abandonan su grupo para no perder las ventajas de estar y posteriormente heredar ese territorio, y los basa-

dos en un sistema feudal, no ligado necesariamente a ningún espacio físico concreto, sino a todo un entramado de reglas de interacción entre los distintos elementos del grupo. Diversos análisis comparativos muestran que los caminos hacia la sociabilidad son diversos, de forma que distintas especies pueden llegar a ser sociables por distintas causas ecológicas, o que aún teniendo las mismas presiones de selección pueden también llegar a soluciones de sociabilidad distintas.

Capítulo 11

Coevolución y carreras de armamentos

TOMÁS REDONDO

11.1. Introducción

Desde el punto de vista de la evolución de un ser vivo, los factores ambientales más importantes a los que debe ir adaptándose su linaje genético no son elementos físicos del medio sino otros seres vivos con los que, frecuentemente, interacciona. Esto es consecuencia de que, a diferencia de las cosas inanimadas, los otros seres vivos poseen la capacidad de responder a una adaptación cualquiera desarrollando a su vez otra adaptación. Por ejemplo, un animal necrófago que resuelve el problema de cómo encontrar comida es probable que pueda disfrutar de los beneficios de tal adaptación durante un tiempo muy largo, en tanto la abundancia y distribución de los cadáveres de los que se alimenta permanezcan más o menos constantes. Pero un predador que caza presas vivas al galope es un potente factor de selección para las presas. Estas serán seleccionadas para correr cada vez más rápido, lo que a su vez crea una selección sobre los predadores para ser aún más veloces y así sucesivamente. El carácter «garras veloces» en el predador ha evolucionado en respuesta al carácter «patas veloces» en la presa, que a su vez evolucionó en respuesta al predador. La evolución conjunta de caracteres en dos linajes genéticos como resultado de la interacción entre ambos se denomina coevolución. Cuando, como en el ejemplo anterior, una adaptación en un linaje cambia la presión selectiva en el otro linaje, dando lugar a una contra-adaptación, y viceversa, se produce como resultado un proceso inestable y desenfrenado en escalada que los ecólogos del comportamiento llaman «carrera de armamentos coevolutiva»: las espadas se vuelven afiladas, así que los escudos se hacen más gruesos, con lo que a su vez las espadas se vuelven todavía más afiladas (Dawkins y Krebs, 1979).

La idea de interacción recíproca es importante puesto que la carrera surge porque cada adaptación en una de las partes influye decisivamente

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 235-253. 1994.

sobre la eficacia biológica de la parte contraria. Existen casos de coevolución entre dos linajes que no necesariamente implican una carrera de armamentos. Por ejemplo, muchas especies de orquídeas tropicales dependen por completo de los machos de abejas euglosinas para ser polinizadas. Las orquídeas no producen néctar sino perfume, que las abejas recogen y utilizan como precursores bioquímicos de las feromonas que a su vez emplean para atraer a las hembras. Estas, por su parte, ignoran las orquídeas. Desde el punto de vista de la flor, una abeja visitante debe depositar el polen adecuado y llevar el propio polen hasta otra flor de la especie adecuada. La orquídea dispone de intrincados mecanismos para evitar recibir y donar polen cuando es visitada por una abeja de tamaño excesivamente pequeño o grande y cada especie de orquídea produce perfumes característicos que atraen preferentemente a una especie de abeja. Cualquier cambio en la composición del perfume o en las preferencias de la abeja posee efectos importantes sobre las orquídeas. Pero las orquídeas no son las únicas fuentes de perfume para las abejas ya que éstas pueden obtenerlo de numerosos lugares (otras flores, frutos y madera en descomposición y raíces de árboles vivos). Los cambios en la composición del perfume en las orquídeas no afectan, por tanto, a las abejas pero las preferencias de las abejas sí que influyen decisivamente en las orquídeas (Feinsinger, 1983). Otros casos similares incluyen la interacción entre flores productoras de néctar y sus polinizadores (insectos, aves o murciélagos), así como la dispersión de frutos y semillas. La mayor parte de los animales granívoros y frugívoros son de vida larga y no pueden depender por completo de la producción estacional de un determinado fruto, por lo que la especialización entre una determinada especie de planta y un frugívoro particular rara vez se ve seleccionada (Janzen, 1983).

11.2. Carreras de armamentos

Existen múltiples tipos de carreras de armamentos. Dawkins y Krebs (1979) propusieron una clasificación atendiendo a si ambas partes constituyen o no miembros de la misma especie (a veces del mismo grupo familiar) y a si ambas partes desarrollan mejoras progresivas del mismo tipo de adaptación o adaptaciones diferentes (tabla 11.1). En este capítulo analizaremos las carreras de armamentos evolutivas como un marco teórico adecuado donde situar el problema de la evolución de las señales comunicativas, tema del que se ocupará el capítulo siguiente. Pero antes de seguir adelante, conviene puntualizar algunas cuestiones.

a) ¿Qué significa «mejora progresiva»? Decir que los predadores «mejoran» su capacidad de caza como resultado de la carrera de armamentos no implica necesariamente que capturen más presas ya que, después de todo, éstas también se vuelven más eficaces a la

Tabla 11.1.–Una clasificación de las carreras de armamentos. Dependiendo de si los dos linajes forman parte o no de la misma especie, existen carreras de armamentos intra e interespecíficas. Cuando ambos linajes desarrollan mejoras progresivas de un mismo tipo de adaptación, la carrera es simétrica, y asimétrica en caso de que desarrollen adaptaciones diferentes (Dawkins y Krebs, 1979).

	Simétrica	*Asimétrica*
INTRAESPECÍFICA	Competencia trófica	Machos *vs.* hembras
	Competencia intrasexual	Padres *vs.* hijos
	Actores *vs.* reactores	Actores *vs.* reactores
INTERESPECÍFICA	Competencia trófica	Predadores *vs.* presas
	Mimetismo Mülleriano	Parásitos *vs.* hospedadores

hora de escapar. Pero la teoría de las carreras de armamentos sugiere que un predador actual de, digamos, roedores, tendría efectos devastadores sobre una población de roedores del período Eoceno. Y, análogamente, un predador del Eoceno se moriría de hambre intentando capturar a roedores modernos (Dawkins y Krebs, 1979). Utilizando medidas de los huesos de las patas que permiten reconstruir la velocidad y eficacia del galope, Bakker (1983) mostró que existe una tendencia continua hacia un aumento de ambas entre los ungulados y los predadores que cazan al galope, desde el Paleoceno (60 maap) hasta la actualidad (fig. 11.1).

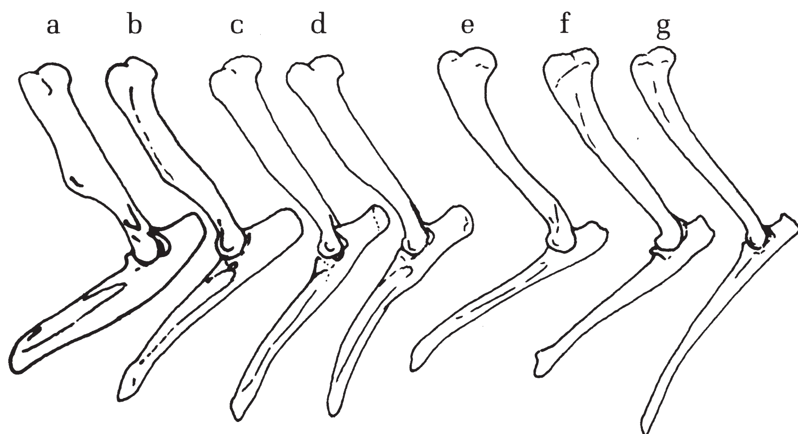


Figura 11.1.–Adaptación progresiva a la caza al galope, ilustrada en las cambias morfológicos de las extremidades de carnívoros. Los corredores más eficaces poseen patas poco flexibles a la altura del codo, lo que se traduce en un mayor ángulo entre el húmero y el antebrazo, y huesos más delgados y compactos. a) *Arctocyon primaevus* (Paleoceno inferior); b) *Ancalagon saurognathus* (Paleoceno medio); c) *Pachyaena gracilis* (Eoceno inferior); d) *Dromocyon vorax* (Eoceno medio); e) un cánido actual poco especializado, el perro vinagre brasileño *Speothos venaticus;* f) un félido actual poco especializada, el leopardo *Panthera pardus*; g) un félido actual muy especializado, el guepardo *Acinonyx jubatus* (de Bakker, 1983).

b) ¿Cómo comienza una carrera de armamentos? En sus primeras fases, las mejoras adaptativas alcanzadas por un linaje deben ser necesariamente pequeñas ¿Supone entonces una ventaja el disfrutar de una ligera mejora? Muchas especies presa confían en el mimetismo protector como una forma de defensa frente a predadores. La semejanza impresionante que podemos admirar hoy día entre un saltamontes y una hoja o entre una polilla y la corteza de un árbol probablemente es el resultado de una larga carrera entre insectos cada vez más miméticos y pájaros insectívoros cada vez más eficaces para discriminar entre las verdaderas presas y sus modelos no comestibles. Al principio, cuando sólo algunas presas poseían una cierta semejanza con el modelo no comestible, las diferencias en el tiempo de búsqueda por parte del predador entre presas no miméticas y presas muy poco miméticas debieron ser pequeñas. La teoría de la alimentación óptima (ver capítulo 8) predice que, si los mutantes ligeramente miméticos son suficientemente escasos en la población, los predadores se especializarán en capturar presas no miméticas. Este resultado fue el que obtuvieron Erichsen *et al.* (1980) al dar a elegir a carboneros (*Parus major*) entre tres tipos de comida: pequeños gusanos metidos en tubitos transparentes (presa conspicua, poco rentable), grandes gusanos metidos en tubitos opacos (presa mimética muy rentable) y trozos de alambre semejantes a grandes gusanos metidos en tubitos opacos (modelo no comestible al que imitan las presas miméticas). Manipulando la tasa (presas por s) a la que los pájaros encontraban las presas, Erichsen y su equipo demostraron que los pájaros ignoraban a los grandes gusanos miméticos con tal de que para obtener igual energía de éstos que de los pequeños gusanos, empleasen en promedio sólo un par de segundos más de tiempo, tiempo extra que empleaban, claro está, en discriminar entre los falsos y los verdaderos gusanos.

c) ¿Cómo y cuándo termina una carrera de armamentos? La forma más evidente en que una carrera puede terminar es cuando una de las partes conduce a la otra a la extinción, en cuyo caso podemos decir que el linaje superviviente ha ganado la carrera. Pero también puede alcanzarse un estado final de equilibrio en el que ambas partes no pueden seguir desarrollando nuevas adaptaciones y la carrera se detiene en dicho punto. Por ejemplo, la existencia de anisogamia (ver capítulo 14) tal como hoy la observamos puede ser el estado final de equilibrio de una larga carrera de armamentos entre macro y microgametos en el que ambos han alcanzado el mínimo tamaño capaz de garantizar la viabilidad de un zigoto (Alexander y Borgia, 1979): el espermatozoide se ha reducido a un mínimo funcional del que no le es posible descender. Por su parte, el óvulo ha crecido hasta un tamaño suficientemente grande como

para aportar los nutrientes necesarios al embrión y compensar la falta de nutrientes del espermatozoide pero, una vez éste dejó de menguar, el óvulo no creció más y la carrera terminó. El ejemplo de los gametos ayuda a ilustrar un principio importante. Este equilibrio evolutivo surge porque existen costos asociados a la mejora de sus adaptaciones por parte de uno o de los dos linajes.

11.3. Factores que otorgan ventaja en las carreras de armamentos

Existen buenas razones para pensar que, en ciertas carreras de armamentos, alguna de las partes juega con ventaja. Con ello queremos decir que dicha parte desarrolla adaptaciones de forma más rápida o que experimenta tasas evolutivas más altas. Ello no significa que necesariamente gane la carrera. Cada vez que el linaje *A* desarrolla una nueva adaptación, probablemente disfruta de un período donde la presión de la parte contraria se relaja, hasta que ésta perfecciona a su vez una nueva contra-adaptación. Mientras esto no ocurre, la presión ejercida por el linaje *B* se debilita y, por tanto, el linaje *A* evoluciona de forma más lenta. Pero, consistentemente, el linaje A disfruta de «períodos de descanso» más prolongados (fig. 11.2) y durante la mayor parte de la carrera puede decirse que se encuentra por delante del linaje *B.* Existen varios factores capaces de dar ventaja a una de las partes (Dawkins y Krebs, 1979):

a) Presiones selectivas desiguales. Citando a Esopo, Dawkins (Dawkins y Krebs, 1979) señaló que el conejo corre más rápido que el zorro porque el conejo corre por su vida mientras que el zorro sólo corre por su cena. Para una presa y su predador, las presiones selectivas derivadas de ganar o perder un encuentro son diferentes. Un zorro que fracasa a la hora de capturar un conejo puede eventualmente reproducirse pero ningún conejo que haya perdido la carrera frente a un zorro se ha reproducido jamás. Ello significa que la presa asignará una proporción mayor de sus recursos totales al capítulo «carrera frente a zorros» de la que el zorro asignará a su propio capítulo «carrera contra conejos». Considerando sólo la eficacia en la carrera de armamentos, las presas tendrán ventaja frente a los predadores. El estudio de Bakker (1983) sobre las adaptaciones progresivas al galope de ungulados y carnívoros durante los últimos 60 millones de años puso de manifiesto que las tasas evolutivas de los predadores eran muy lentas comparadas con las de las presas y concluyó que la mayor parte de los predadores que se extinguieron fueron dejados atrás en la carrera evolutiva por los ungulados.
b) El «efecto del enemigo raro» (Dawkins 1982). Existen bastantes ejemplos documentados en los que una especie explota limpia-

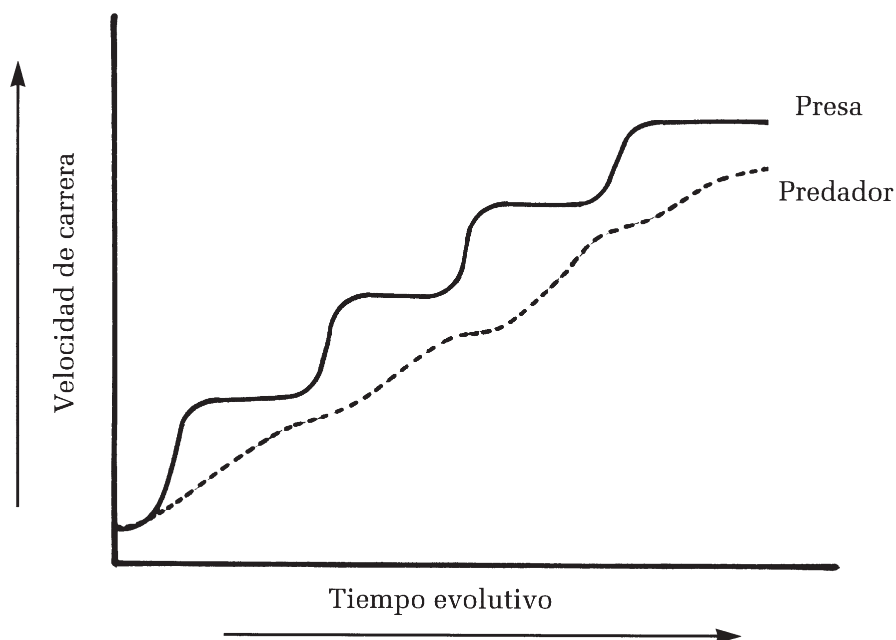


Figura 11.2.–Una hipotética carrera de armamentos entre predadores y presas que cazan y huyen confiando en la velocidad y en la que las presas juegan con ventaja. Justo al principio de iniciarse la carrera, la presa desarrolla una adaptación en un breve espacio de tiempo, lo que le otorga una ventaja frente al predador. Al disminuir la presión selectiva, las tasas de cambio adaptativo en la presa se relajan, con lo que el predador puede ir mejorando progresivamente su eficacia. Si, como en el caso de la figura, el linaje de las presas es capaz, de forma consistente, de desarrollar adaptaciones rápidas en respuesta a la presión de predación, la ventaja para las presas se mantendrá durante lapsos prolongados de tiempo.

mente a otra especie no porque la primera disponga de armas terribles o mayor fuerza física sino porque consigue engañarla con trucos. Los casos de mimetismo agresivo que aparecen en la figura 11.3 ilustran adaptaciones muy sutiles de engaño. El concepto de engaño es de gran importancia en la teoría de evolución de las señales, por lo que es conveniente detenerse a conocer tales casos con cierto detalle.

Las hembras de araña boleadora de Sudamérica producen una esfera pegajosa de seda que lanzan a sus presas para inmovilizarlas. Al menos algunas especies del género *Mastophora* son capaces de aumentar mucho la eficacia de este sistema de caza impregnando la bola con una sustancia que imita a las feromonas sexuales de sus presas, generalmente polillas, con lo que éstas acuden directamente a la araña (Eberhard, 1977). Existen varias especies de peces que emplean señuelos más o menos llamativos para atraer a sus presas hasta una distancia corta. El cebo suele ser un trozo de

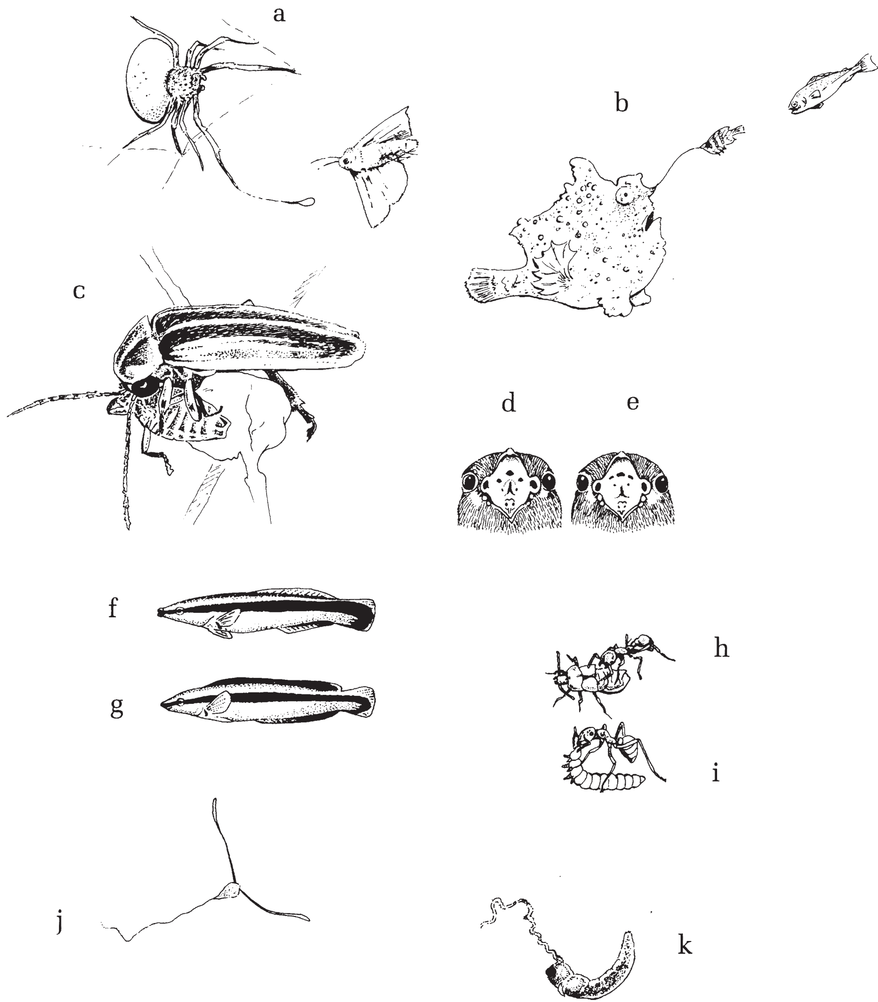


Figura 11.3.–Ejemplos de mimetismo agresivo, a) una araña boleadora del género *Mastophora* atrae a una polilla al cebo de feromona (de Eberhard, 1977); b) un rape pescador del género *Antennarius* (de Pietsch y Grobecker, 1978); c) luciérnaga *Photuris* alimentándose de un macho de *Pyractomena angulata* que acaba de capturar (de Lloyd, 1986); d) el pollo del parásito de cría *Vidua macroura* imita el diseño de las partes bucales de su hospedador *Estrilda astrild* (e), con el cual se cría (de Lack 1968); f) el labro limpiador *Labroides dimidiatus* y su imitador, el blénido *Aspidontus taeniatus* (g) (de Wickler, 1968); h) el escarabajo *Atemeles* y su larva (i) siendo atendidos por una obrera de su hospedador (de Hölldobler, 1971); j) baterías de nematocistos del sifonóforo *Agalma okeni, que* imita a un copépodo, y de *Athorybia rosacea* (k), que imita a una larva de pez (de Purcell, 1980).

tegumento que es agitado convulsivamente de forma que recuerde a un invertebrado. Pero el pez que T. Pietsch y D. Grobecker encontraron en una tienda de peces de acuario en 1978, proveniente de un lugar desconocido de Filipinas, poseía un cebo mucho más

elaborado: era una copia exacta de un pequeño pez con réplicas de ojos, aletas pectoral, dorsal y caudal e incluso un diseño de color estriado, común a cientos de especies de pequeños peces. Los movimientos del cebo eran, por supuesto, muy semejantes a los de un pez nadando y posiblemente creaban una serie de señales de presión capaces de atraer a predadores distantes. En las luciérnagas, los machos y las hembras en estado reproductor se reúnen entre sí para aparearse emitiendo destellos de luz que varían según la especie y el contexto. Las hembras de algunas luciérnagas predadoras del género *Photuris* contestan emitiendo señales luminosas a las señales que, a su vez, emiten los machos de otras especies del género *Photinus.* Cuando el macho se acerca para inspeccionar a la posible hembra, la imitadora lo captura y lo devora. Las hembras de algunas especies de *Photuris,* auténticas «femmes fatales», pueden imitar las señales de varias especies de machos presa. A su vez, los machos de algunas especies de *Photuris* pueden imitar los destellos de las especies presa como un mecanismo de búsqueda de pareja, atrayendo así a las «femmes fatales». Pero la cima de esta trama de engaños ha sido alcanzada por los machos de *Photinus macdermotti.* Estos son muy cautos a la hora de aproximarse al destello de una (posible) hembra y, como consecuencia, varios de ellos se reúnen alrededor de una señal. Algunos emiten destellos falsos que imitan a las hembras, con lo que la confusión de los rivales aumenta, así como imitaciones de señales de otras especies. Cuando uno de los machos del grupo, o uno que se aproxima, emite los destellos propios de su especie y obtiene una respuesta de la hembra, los otros machos interrumpen la señal del primero mediante un destello introducido en mitad de la serie. Las hembras no responden a señales que son interrumpidas de esta forma pero el macho cuya señal se vio interrumpida, se aproxima rápidamente al que emitió el destello interruptor para inspeccionarlo. Como era de esperar, las hembras de *Photuris* no sólo imitan las señales de hembras de *Ph. macdermotti* sino que, a veces, también lanzan destellos interruptores a las señales de machos que pasan volando cerca de ellas (Lloyd, 1965, 1986). Algunos de los casos de mimetismo agresivo implican a los parásitos de cría y sus hospedadores. La viuda de cola larga, *Vidua macroura,* pone sus huevos en los nidos de bengalíes (*Estrilda astrild*), pero, a diferencia de los cucos, el pollo parásito no elimina a sus compañeros de nido. En su lugar, imita casi a la perfección el diseño bucal y las llamadas de petición de alimento del hospedador. Esta dependencia del sistema comunicativo del hospedador ha creado una presión selectiva para que especies e incluso razas concretas del parásito se especialicen en especies determinadas de hospedador. Un macho y una hembra adultos del parásito deberían emparejarse

sólo si fueron criados por una misma especie hospedadora ya que, de no ser así, sus crías podrían presentar un diseño diferente al del hospedador elegido por la hembra para poner sus huevos. La forma en que dos adultos del parásito se reconocen es a través del canto del hospedador adulto, que es aprendido por los pollos del parásito poco antes de independizarse. Una hembra de *Vidua* sólo se emparejará con machos que canten igual que sus padres adoptivos (Lack, 1968; Nicolai, 1977). Otros parásitos de cría menos conocidos incluyen a numerosas especies de insectos cuyas larvas son criadas por hormigas. El escarabajo *Atemeles* posee una glándula que imita la feromona de apaciguamiento de las obreras de *Myrmica.* Cuando una obrera encuentra a un escarabajo, éste libera la feromona e inhibe la agresión de la hormiga. Luego libera otra sustancia que hace que la hormiga lo transporte al interior del hormiguero, donde el escarabajo pone sus huevos. Las larvas, a su vez, poseen glándulas productoras de otra feromona que desencadena en las hormigas la respuesta de regurgitar alimento (Hölldobler, 1971). En los arrecifes de coral del Pacífico vive un pez lábrido que mantiene una relación comensal con grandes peces ya que se alimenta de parásitos y trozos de tejido muerto que pueden provocar infecciones. El labro limpiador es reconocido por sus «clientes» debido a su coloración contrastada y una serie de movimientos especializados que inicia en presencia de un posible cliente. Este sistema mutualista ha sido explotado por otro pez, un blénido, que imita el diseño de forma y color del limpiador y sus movimientos y aprovecha la inmovilidad de sus víctimas para arrancarles trozos de tejido vivo de los que se alimenta (Wickler, 1968). Por último, existen algunas especies de celentéreos cuyos tentáculos cargados de células paralizantes, que utilizan para capturar las presas, se encuentran altamente modificados e imitan la forma y movimientos de algunas criaturas del zooplancton de los que sus presas se alimentan (Purcell, 1980).

Está claro que tanto la araña boleadora como el rape pescador como la luciérnaga «femme fatale» se benefician de engañar, atraer y devorar a sus víctimas. Pero, ¿por qué éstas se dejan engañar?, ¿por qué las víctimas no desarrollan poderes de discriminación igualmente sutiles para diferenciar al modelo del imitador letal? La razón es que el predador es una especie más rara que la presa. Todas las arañas boleadoras que existen actualmente descienden de arañas que tuvieron éxito a la hora de engañar a las polillas que les sirven de alimento. Pero la mayoría de las polillas actuales no han tenido nunca encuentros con arañas boleadoras y tampoco sus antepasados. Sin embargo, todas ellas descienden de polillas que se sintieron atraídas irresistiblemente hacia olores muy similares

a las feromonas femeninas. Una polilla que responde al olor de la hembra de forma indiscriminada tiene, en promedio, más éxito que una polilla mutante que descarta una serie de variantes de feromona porque la inmensa mayoría de esas variantes corresponden a hembras verdaderas y sólo unas pocas esconden, al final, a la araña boleadora. La razón por la que el «efecto del enemigo raro» funciona es que existen costos asociados a la discriminación: pérdida de parejas potenciales para las polillas o las luciérnagas o pérdida de presas potenciales para los pececillos que se dejan engañar por el rape. Cuanto más raro es el enemigo en relación con el modelo, mayor es el costo.

c) Presupuestos adaptativos. Toda adaptación es costosa. Si un linaje asigna una gran parte de sus recursos a desarrollar adaptaciones dentro de una carrera de armamentos concreta, probablemente no será muy eficaz a la hora de correr una carrera diferente. Las gacelas pueden canalizar sus adaptaciones exclusivamente hacia la huida y el galope rápido pero carecen virtualmente de recursos una vez que el predador les ha dado alcance. El leopardo debe, además de perfeccionar su capacidad persecutoria, disponer de armas para abatir y matar a la presa y de fuerza y técnicas eficientes para arrastrarla a un lugar seguro y consumirla. En lo que concierne a la carrera entre gacelas y leopardos, la gacela es un especialista y juega con ventaja. Pero el leopardo es un generalista que juega otras muchas carreras al mismo tiempo y puede, por ejemplo, emplear sus armas y su fuerza para ganar algunos encuentros con presas armadas poco veloces, como carnívoros más pequeños.

d) Tasas evolutivas. No todos los grupos taxonómicos evolucionan a la misma velocidad, tal como sugieren las pruebas del registro fósil. Por ejemplo, un ciempiés actual se parece mucho más a uno del período Pérmico de lo que se parecen entre sí un ave actual y *Archaeopteryx,* aunque las dos últimas se encuentran más próximas en el tiempo. Existen ciertos factores intrínsecos que pueden acelerar las tasas evolutivas de una población: pequeño tamaño poblacional, gran varianza genética, aislamiento de subpoblaciones, tiempo de generación corto y presencia de reproducción sexual, por ejemplo. Así, en una carrera de armamentos entablada entre un mutante sexual y un mutante asexual, es mucho más probable que éste último desarrolle adaptaciones y contraadaptaciones en plazos más breves de tiempo y llegue, eventualmente, a desplazar al primero (Maynard Smith, 1978a, ver capítulo 14). De igual forma, un tiempo de generación más corto supone una ventaja. En una carrera de armamentos entre un virus y su hospedador mamífero, el virus ha podido experimentar cientos de cambios generacionales antes de que su hospedador haya alcanzado siquie-

ra la madurez reproductiva. Los virus resultantes se encontrarán mejor adaptados al ambiente del hospedador como consecuencia de la selección efectuada por el sistema inmunitario de este último.

11.4. Ejemplos de carreras de armamentos: hagan sus apuestas

Cuando tenemos en cuenta los factores que pueden otorgar ventajas en la carrera de armamentos a una de las partes, podemos hacer predicciones acerca de cuál de ellas se espera que vaya por delante, es decir, que tenga una probabilidad más alta de ganar un encuentro determinado. Ya hemos visto cómo, en general, se espera que las presas ganen la carrera frente a los predadores, a menos que éstos sean «enemigos raros». En general, la presa se ve sometida a presiones selectivas más intensas, juega como un especialista y suele presentar tiempos de generación más breves. Eventualmente, la presa puede desarrollar adaptaciones tan eficaces que conduzca al predador a la extinción, ¡o incluso que se convierta en predador a su vez! Esto es lo que parece haber ocurrido en el caso de las larvas de mosquito *Aedes sierrensis* y el ciliado, parecido a un paramecio, *Lambornella clarki.* Ambos viven en las cavidades de troncos de árbol llenas de agua de lluvia del Oeste de Estados Unidos. Las larvas de mosquito se alimentan por filtración de microorganismos de vida libre, como *L. clarki.* Este protozoo puede aparecer en dos formas: una forma nadadora (trofonte), de la que se alimenta el mosquito, y otra parásita (teronte), que se enquista en las larvas de *A. sierrensis:* atraviesa su cutícula, llega al hemocele y se reproduce, matando a la larva y liberando numerosos trofontes al medio. Washburn *et al.* (1988) descubrieron que el factor que determina la transformación del ciliado, de forma libre a teronte parásito, es una sustancia química liberada por las larvas de mosquito. Los terontes se producen a partir de las células hijas de la división de un trofonte y, en ausencia de larvas de mosquito, poseen una corta vida inferior a 24 h, lo que sugiere que la transformación las convierte de forma irreversible en parásitos obligados (fig. 11.4). Veamos a continuación qué predicciones cabe hacer acerca de qué parte jugará con ventaja en otros tipos de carreras de armamentos:

a) *Parásitos de cría contra hospedadores.* Varias especies de aves, peces e insectos son parásitos de cría, es decir, que sus crías son cuidadas por individuos de otra especie. Los casos que mejor se conocen son los de las aves e incluyen al cuco europeo *Cuculus canorus* (Brooke y Davies, 1988; Davies y Brooke, 1988) y al tordo o boyero de Norteamérica *Molothrus ater* (Rothstein, 1975a, b, 1982). La presencia del parásito disminuye el éxito reproductor del hos-

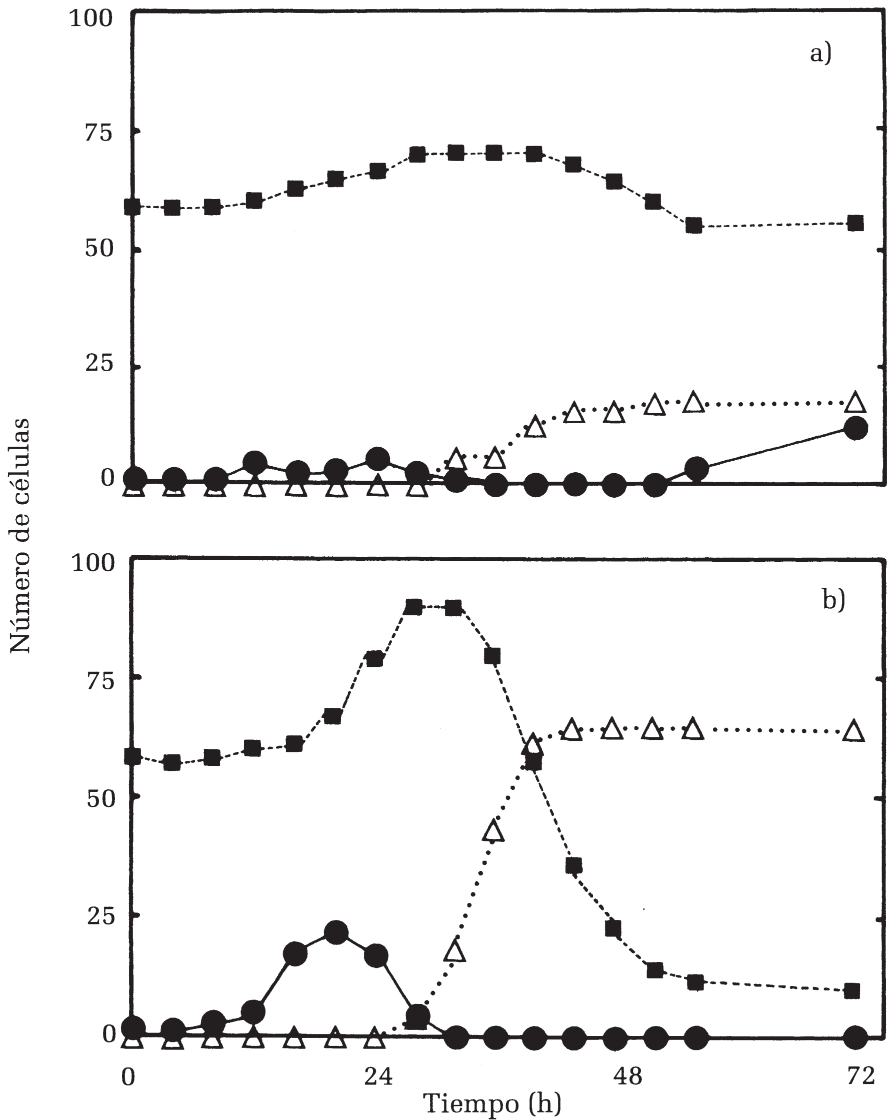


Figura 11.4.–Cambios temporales experimentados por una población de *Lambornella clarki* expuesta a a) agua control y b) agua que había contenido previamente larvas de *Aedes sierrensis. Los* símbolos representan: el número total de células (cuadrados negros), el número de trofontes en división (círculos) y el número acumulado de terontes producidos (triángulos blancos).

pedador, por lo que éste es seleccionado para detectar su presencia y rechazarlo: bien expulsarlo del nido o bien negarse a cuidar de él. El parásito, por su parte, ha desarrollado adaptaciones para engañar al hospedador, como por ejemplo producir huevos y pollos miméticos (fig. 11.3 de, 11.5, lámina 11.1). En esta carrera de arma-

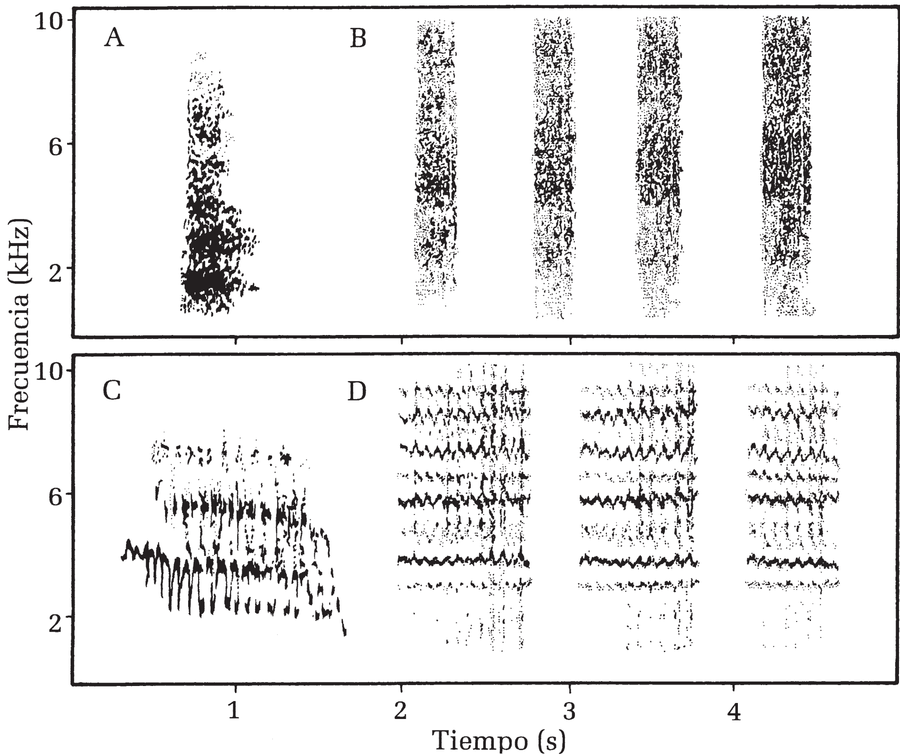


Figura 11.5.–Mimetismo en parásitos de cría. Sonogramas de vocalizaciones de petición de alimento de pollos parásitos de críalo *Clamator glandarius* y de pollos de la especie hospedadora. A) Una llamada de corneja *Corvus corone.* B) Fragmento de una llamada de críalo en un nido de corneja. C) Una llamada de urraca *Pica pica.* D) Fragmento de una llamada de críalo en un nido de urraca (de Redondo y Arias de Reyna, 1988a).

mentos, el parásito juega con ventaja. Las presiones selectivas son más altas para el parásito (que se juega la vida) que para el hospedador (que sólo se juega una parte de su éxito reproductor, aunque ésta puede ser considerable). Además, el parásito es un enemigo raro. Una proporción del 50% de hospedadores parasitados, como ocurre con algunas especies hospedadoras del tordo norteamericano, es algo inusual. Por lo general, dicha proporción es mucho más baja. Más aún, el parásito puede jugar a ser un especialista. Una cría de cuco puede canalizar gran parte de sus recursos hacia la adaptación para engañar al hospedador. En primer lugar, el parásito puede eliminar a las crías del hospedador y disfrutar así de una gran abundancia de alimento. Además, el parásito carece de parentesco con el hospedador, por lo que podría, eventualmente, explotarlo hasta la muerte sin sufrir por ello una merma en su eficacia biológica inclusiva. Sin embargo, el hospedador no sólo debe desarrollar adaptaciones para criar mal a un cuco sino tam-







Lámina 11.I.–Nidos de tres especies de hospedadores habituales del cuco europeo con huevos del hospedador y huevos miméticos del parásito (señalados con una flecha). Arriba: Carricero tordal (*Acrocephalus arundinaceus*); Centro: Carricero común (*Acrocephalus scirpaceus*); Abajo: Colirrojo real (*Phoenicurus phoenicurus*). © 2010 Nature Education. Cortesía de M. Honza, T. Grim, y C. Moskat.

bién para criar bien a sus propios hijos, con los cuales corre una carrera de armamentos diferente (ver capítulo 17 y el punto siguiente). Por todo ello, en un encuentro dado entre el parásito y su hospedador, cabe esperar que el primero gane. Por ejemplo, esperaríamos que el parásito fuera más eficaz engañando al hospedador que el hospedador detectando el engaño. Ello requiere, sin embargo, una coevolución estrecha entre ambas partes. La mayoría de los cucos parásitos son bastante especialistas y coevolucionan con un rango muy estrecho de hospedadores. Por el contrario, el tordo *M. ater* es un gran generalista. Rothstein ha registrado hasta 216 especies en las que el tordo puede poner huevos y al menos 139 de ellas son capaces de criar al parásito con pleno éxito. Una población de tordos puede estar, por tanto, corriendo más de 100 carreras de armamentos diferentes al mismo tiempo. En general, los tordos presentan adaptaciones al parasitismo menos sofisticadas que los cucos. Por ejemplo, carecen de huevos miméticos, así como de mecanismos para matar directamente a las crías del hospedador. La principal defensa con que cuentan los hospedadores para desembarazarse del parásito es expulsar sus huevos. Rothstein colocó huevos artificiales de tordo en nidos de varias especies hospedadoras y encontró que, sorprendentemente, los hospedadores se agrupaban en dos extremos de acuerdo con su probabilidad de rechazar el huevo parásito. Unos, los «aceptores», no expulsaban nunca o casi nunca el huevo mientras que otros, los «rechazadores», lo expulsaban prácticamente en todos los casos (fig. 11.6).

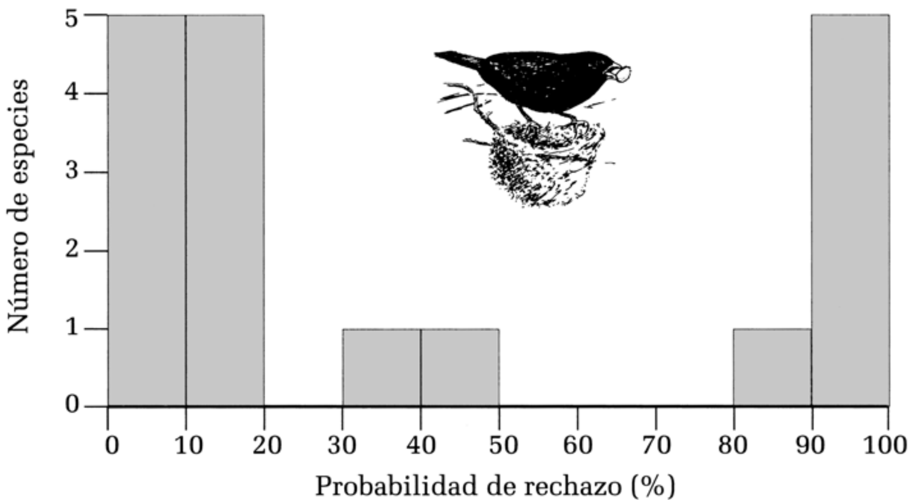


Figura 11.6.–Distribución de frecuencias (en número de especies) del porcentaje de nidos de hospedadores potenciales que rechazaron un huevo de tordo colocado experimentalmente (de Rothstein, 1975a).

Las diferencias entre ambos grupos no podían ser explicadas por ninguna hipótesis lógica. Tanto los «aceptores» como los «rechazadores» sufrían un impacto de parasitismo natural muy similar, llevaban un tiempo similar de coexistencia con el parásito, ponían huevos muy diferentes a los de los tordos y pertenecían a grupos taxonómicos similares. Rothstein sugirió que los «aceptores» eran especies en las que simplemente no habían tenido lugar mutaciones apropiadas para desarrollar el comportamiento de rechazo. Conociendo los costos que implica el parasitismo para el hospedador, Rothstein fue capaz de calcular los coeficientes de selección para un gen «aceptor» y su alelo «rechazador» y encontró que, si en una población de «aceptores» surge por azar un mutante «rechazador», éste invadirá la población en un período de tiempo muy breve, en promedio alrededor de un siglo. La conclusión de Rothstein fue que era difícil encontrar especies con tasas de rechazo intermedias porque éstas sólo se manifestaban durante un periodo breve. Las especies «aceptoras» eran aquellas en que la mutación no había tenido lugar mientras que las «rechazadoras» eran aquellas en las que el alelo rechazador se había fijado. Este ejemplo pone de manifiesto la importancia de la variación genética como un requisito indispensable para que un linaje dado pueda desarrollar adaptaciones y ayuda a comprender por qué no es mejor estrategia ser especialista o generalista. Puede que el tordo no sea tan eficaz como un cuco a la hora de engañar a un hospedador «rechazador» (y la mayoría de los hospedadores de cuco lo son), pero puede compensarlo corriendo muchas carreras simultáneas con otros hospedadores, algunos de los cuales carecen por completo de defensas frente al parásito.

b) *Padres contra hijos.* La teoría del conflicto paterno-filial (capítulo 17) predice que los hijos serán seleccionados para persuadir a los padres, a fin de recibir una cantidad de cuidado parental superior a la que éstos han sido seleccionados para darles. Parece lógico pensar que, durante el tiempo evolutivo, los hijos han ido refinando sus mecanismos de persuasión a la vez que los padres han ido perfeccionando sus sistemas de resistencia a dejarse convencer. La carrera de armamentos entre padres e hijos en una especie con reproducción sexual puede ser una de las más antiguas del mundo, ya que pudo comenzar antes incluso de la evolución de la anisogamia. Al igual que otros tipos de carreras de armamentos asimétricas intraespecíficas, el conflicto paterno-filial parece plantear a primera vista un problema. Hemos dicho que las partes contendientes en una carrera de armamentos son linajes genéticos diferentes. Pero ¿qué ocurre en este caso? No tenemos dos linajes diferentes. Un gen capaz de promover una adaptación

que beneficie a los hijos, no sólo ha tenido que estar presente antes en el cuerpo de los padres: llegará el día en que la cría crezca y se convierta a su vez en padre y entonces tendrá que desarrollar justo la adaptación contraria. Un problema similar se plantea al analizar la carrera de armamentos entablada entre machos y hembras (ver el punto siguiente). A menos que los genes promotores de una adaptación se encuentren ligados a los cromosomas sexuales, pasarán aproximadamente la mitad de su existencia en el cuerpo de los machos y la otra mitad en el de las hembras. Por poner un ejemplo, por fortuna ya desfasado, es como si los planos de los misiles soviéticos pasaran la mitad de su vida en el Pentágono y los planos de los contra-misiles americanos pasaran la mitad de su vida en Moscú (Dawkins y Krebs, 1979). La forma de resolver esta aparente paradoja es considerar que tales adaptaciones no son lo que se conoce como estrategias puras («Haz siempre esto») sino estrategias condicionales: «Haz esto si eres joven y aquello si eres adulto».

¿Existe algún factor capaz de otorgar ventaja a los padres o los hijos en la carrera? Lazarus e Inglis (1986) utilizaron un modelo matemático para calcular cuáles son, en teoría, las presiones selectivas derivadas de perder un episodio de conflicto para los padres (acceder a la solicitación de la cría) y para los hijos (recibir una cantidad de cuidado parental igual al óptimo paterno). Encontraron que, como norma, la pérdida de eficacia biológica resultante de perder el conflicto era superior para los hijos que para los padres, lo que implica una mayor selección para el conflicto en las crías. Por tanto, cabe esperar que los hijos hayan desarrollado mecanismos sutiles de engaño o persuasión (Trivers, 1985). Por desgracia, la teoría del conflicto paterno-filial ha recibido muy poco apoyo empírico, por lo que esta predicción no ha sido todavía respaldada por observaciones concluyentes (Mock y Forbes, 1992).

c) *Machos contra hembras.* Existen numerosas situaciones en que, en un encuentro determinado entre miembros de distinto sexo, el macho se beneficiaría de aparearse y la hembra no. El conflicto entre sexos (ver capítulos 15 y 16) ha resultado en una carrera de armamentos en la que los machos han mejorado progresivamente sus tácticas de persuasión y las hembras su resistencia a dejarse persuadir por cualquier macho. La mayor parte de los ecólogos del comportamiento modernos consideran que los patrones complejos de comportamiento que conocemos como cortejo son en gran medida un duro examen en el que uno de los miembros de la pareja (o los dos, en el caso de especies monógamas), evalúa las capacidades del otro en relación con su calidad genética o su capacidad para cuidar de las crías (Dawkins y Krebs, 1987). Por ejemplo, los

aguiluchos pálidos (*Circus cyaneus*) son rapaces poligínicas en las que los machos se exhiben mediante acrobacias aéreas, atraen a las hembras y les aportan alimento mientras ellas se ocupan de la puesta. Simmons (1988) encontró una relación entre la capacidad de los machos para aportar presas al harén y la intensidad de sus exhibiciones. De igual forma, Greig-Smith (1982) comprobó que las hembras de tarabilla (*Saxícola torquata*) elegían para reproducirse a machos que pasaban mucho tiempo cantando y los machos con tasas de canto más altas invertían más en alimentar a las crías y en defender el nido frente a predadores. En el pez de los arrecifes de coral *Stegastes partitus,* las hembras se aparean preferentemente con machos que realizan exhibiciones de cortejo a una tasa elevada. En esta especie, los machos cuidan de los huevos hasta su eclosión y un estudio demostró que los machos con altas tasas de exhibiciones consiguen llevar hasta la eclosión un porcentaje más alto de los huevos (Knapp y Kovach, 1991), por lo que las hembras pueden emplear la tasa de exhibiciones de los machos como un indicador fiable de su capacidad parental. Un experimento, consistente en intercambiar las puestas de machos diferentes, demostró que el mayor éxito de eclosión no era una característica de la puesta, sino del macho que la atendía. El mecanismo implicado en esta relación fiable entre la tasa de exhibiciones y la calidad del macho parece ser la cantidad de reservas energéticas. Sólo los machos en buena condición física pueden realizar exhibiciones a una tasa elevada, ya que éstas son energéticamente costosas. Por la misma razón, los machos en buenas condiciones físicas pueden dedicar más tiempo a la puesta sin alimentarse. Esto es de suma importancia ya que los machos hambrientos que cuidan del nido consumen una parte de los huevos como alimento (Knapp y Kovach, 1991).

A primera vista, en esta carrera de armamentos, las hembras juegan con ventaja. La presión selectiva derivada de perder un encuentro es más alta para la hembra (dejarse convencer por un macho inadecuado) que para el macho (perder la oportunidad de aparearse) siempre que aquélla realice una inversión parental relativa más alta. Un encuentro fallido supone una proporción del éxito reproductivo total mucho más alta para una hembra que para un macho, ya que la primera dispone de un menor número de zigotos potenciales para fecundar. Pero la situación es más compleja. En una especie poligínica, los machos presentan una elevada varianza en su éxito reproductor. Ello significa que las adaptaciones que favorecen a los machos provienen de machos extraordinariamente eficaces a la hora de aparearse. Por el contrario, la mayoría de las hembras, tanto las que portan adaptaciones que favorecen a las

hembras en la carrera como las que no, se reproducen en mayor o menor medida. En este sentido, podemos decir que el macho es un «enemigo raro». Una hembra que, de forma sistemática, pierda todos los encuentros de su vida (lo que equivale a decir que se aparea con el primer macho que encuentra) puede tener algún éxito reproductor pero un macho que no consiga persuadir a una sola hembra morirá sin dejar descendientes. Los machos no son «raros» en el sentido en que lo son las arañas boleadoras pero su situación es muy similar a la de éstas cuando consideramos la probabilidad de dejar descendencia para un genotipo con probabilidad cero de ganar un encuentro. En la carrera de armamentos entre machos y hembras esperamos, por tanto, encontrar algunas de las adaptaciones más sofisticadas que existen en el mundo animal ya que ambas partes implicadas poseen ventajas que les facilitan una tasa evolutiva alta.

11.5. Resumen

Cuando las adaptaciones que tienen lugar en un genotipo constituyen una presión de selección sobre otro genotipo con el que coevoluciona de forma estrecha, y viceversa, se produce un proceso evolutivo inestable conocido como carrera de armamentos. El concepto de carrera de armamentos, entendido en un sentido amplio, es de suma utilidad en Ecología del Comportamiento ya que sirve como marco teórico de referencia donde situar muchos tipos generales de interacciones donde ambas partes entran en conflicto. Los linajes involucrados en una carrera de armamentos se ven sometidos a tasas evolutivas diferentes en función de varios factores (p. ej., presiones selectivas desiguales), lo que proporciona una hipótesis falseable capaz de explicar por qué ciertos organismos parecen poseer rasgos maladaptativos, favoreciendo (o permitiendo) la propagación de genotipos hostiles. Ello, a su vez, puede proporcionar un modelo para el estudio de la evolución de las señales comunicativas en aquellos sistemas donde existe un conflicto evolutivo de intereses entre ambas partes.

Capítulo 12

Comunicación: teoría y evolución de las señales

TOMÁS REDONDO

12.1. Señales comunicativas

La mayor parte de las interacciones entre individuos que se describen en este libro implican el uso de señales comunicativas. Las crías del capítulo anterior solicitan alimento de sus padres mediante señales acústicas y visuales y los cucos imitan tales señales. Los machos utilizan diseños elaborados y posturas para atraer a las hembras o amenazar a otros machos rivales y la araña boleadora esparce copias de feromona por el aire para atraer a sus presas. Una señal comunicativa es un comportamiento o estructura anatómica especialmente adaptados para influir sobre el comportamiento de otro animal. Los etólogos han definido la comunicación de una forma operativa: decimos que existe comunicación entre dos animales cuando un observador externo puede detectar cambios predecibles en el comportamiento de uno de ellos (el reactor) en respuesta a determinadas señales del otro animal (el actor) (Wilson, 1975). En realidad, si realizásemos un registro detallado de todas las acciones que ejecutan dos animales que se encuentran próximos, encontraríamos que la mayor parte de los actos afectan a la probabilidad de que el otro animal ejecute una acción determinada. Arias de Reyna (1977) comprobó que, en diversas especies de córvidos que compiten por el alimento en un comedero artificial, era difícil encontrar un solo acto que no tuviese efecto alguno sobre la probabilidad de ocurrencia de algún otro acto en individuos próximos. Pero no todos estos actos pueden englobarse en la definición anterior de señal comunicativa. Lo característico de éstas es que parecen haber sido diseñadas específicamente para comunicar algo a otros y no poseen otra función importante (fig. 12.1). De otro lado, existen caracteres que han evolucionado bajo un sinfín de presiones selectivas no relacionadas con la comunicación pero que no obstante cumplen una importante función como señales. Un ejemplo típico es el tamaño corporal. Por tanto, una

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 255-297. 1994.

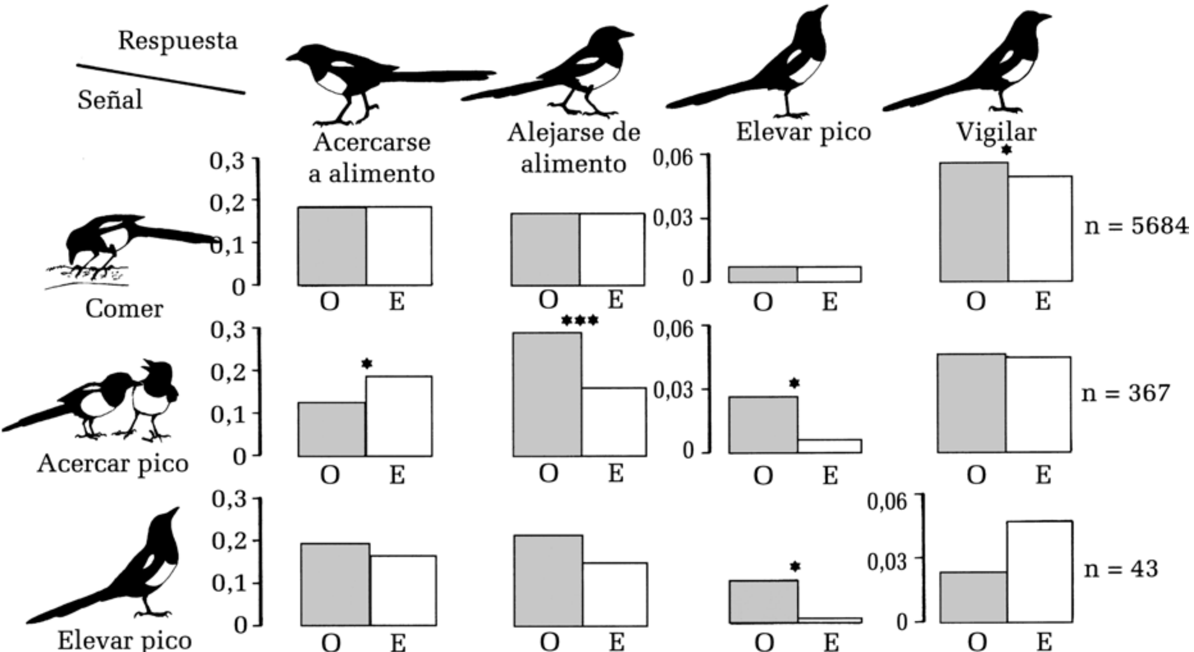


Figura 12.1.–Probabilidades observadas (O) y esperadas (E) de que una urraca realice un acto en respuesta a otro acto de un individuo próximo (señal). La probabilidad esperada es aquélla que podríamos predecir si el comportamiento de los individuos no se viese afectado por los actos de congéneres próximos, es decir la proporción de señales/respuesta que se obtendría sólo en función de la frecuencia de aparición de cada acto por separado. Los asteriscos indican cuándo la proporción observada difiere significativamente de la esperada. La acción de comer facilita el que otras urracas vigilen. Acercar Pico, una amenaza de alta intensidad (casi una agresión directa), inhibe el que otros individuos se acerquen al alimento y facilita el que se alejen del mismo y desencadena asimismo amenazas como Elevar Pico. Esta última es un ejemplo típico de acto señal empleado como amenaza en enfrentamientos ritualizados y facilita el que otras urracas respondan de igual forma a la amenaza (el análisis está seguramente realizado con individuos de rango jerárquico similar, ya que éste determina el momento de uso del comedero: Las urracas subordinadas acceden al alimento después de las dominantes) (Arias de Reyna, 1977).

señal puede definirse como un carácter adaptado de algún modo para influir sobre el comportamiento de un reactor en beneficio del actor. Esta definición, al igual que los argumentos teóricos que se analizan en este capítulo, abarca a todas las señales biológicas y no solamente a las exhibiciones corporales y ornamentos de los animales.

12.2. Ecología de la transmisión de las señales

De acuerdo con el canal sensorial empleado para su transmisión, las señales pueden clasificarse en químicas, auditivas, visuales, táctiles y eléctricas. Cada tipo de señal se adecua mejor a un ambiente determinado y posee propiedades diferentes (tabla 12.1). Tales propiedades determinarán los costos y beneficios de cada tipo de señal de acuerdo con el gasto energético que requiere producirlas y el tipo de receptores que pueden recibirlas. La mayor parte de las señales son relativamente baratas de producir, con excepción de las señales acústicas. Por ejemplo, la estridulación en ciertas cigarras puede suponer un gasto energético 20 veces superior al que efectúan en reposo (MacNally y Young, 1981). El gallo de las artemisas de las praderas de Norteamérica, *Centrocercus urophasianus,* es una especie poligínica en la que los machos se exhiben en leks para atraer a las hembras. La exhibición de cortejo consiste en una postura erguida en la que el macho infla un saco faríngeo y una relajación brusca acompañada de la emisión de un potente sonido. Vehrecamp *et al.* (1989) midieron el gasto energético realizado por los machos durante las exhibiciones y encontraron que, en promedio, un macho que tenga éxito debe emplear una elevada proporción del tiempo diario en realizar exhibiciones, lo que le supone gastar alrededor de cuatro veces su tasa metabólica basal diaria (fig. 12.2). Este gasto energético es realmente enorme y se encuentra próximo al límite máximo que puede soportar un homeotermo (Drent y Daan, 1980).

Tabla 12.1.–Propiedades de los principales canales comunicativos (Alcock, 1989).

	CANAL			
	Químico	*Acústico*	*Visual*	*Táctil*
Rango de alcance	largo	largo	medio	corto
Tasa de transmisión	lenta	rápida	rápida	rápida
¿Salva obstáculos?	sí	sí	no	no
Uso nocturno	sí	sí	no*	sí
Latencia en desaparecer	larga	corta	corta	corta
¿Permite localizar la posición espacial de la fuente?	mal	bien	muy bien	muy bien
Costo energético	bajo	alto	medio	bajo

* Salvo señales bioluminiscentes.

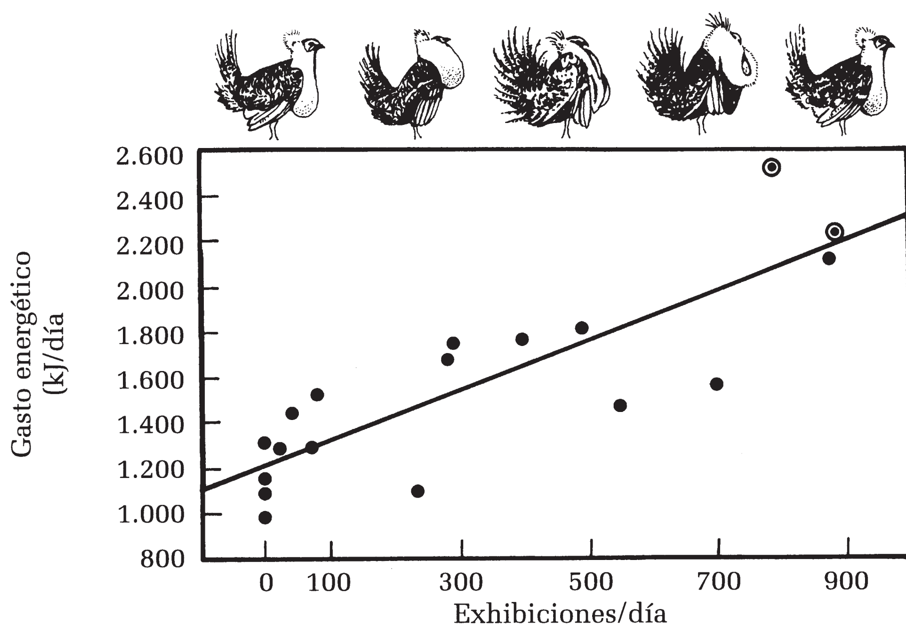


Figura 12.2.–Gasto energético diario realizado por varios machos de gallo de las artemisas en función del número de exhibiciones de cortejo efectuadas por día. Los dos puntos concéntricos que aparecen en el extremo superior derecho corresponden a los dos machos que tuvieron éxito en atraer hembras durante el período de observación (de Vehrecamp *et al.,* 1989; secuencia de cortejo de Wiley, 1983).

La emisión de señales no sólo se encuentra limitada por los costos energéticos que implica. También es importante que la señal sea recibida en buenas condiciones por los receptores deseados y que no sea detectada por receptores indeseables tales como predadores, parásitos o competidores. Por ejemplo, un carbonero (*Parus major*) que canta en el bosque, no sólo atraerá hembras a su territorio sino a otros machos contra los que tendrá que competir. Pero existen casos más dramáticos. El sudor de muchos mamíferos, incluido el hombre, posee una gran riqueza de compuestos aromáticos, algunos de los cuales probablemente actúan como señales químicas (feromonas) (Stoddart, 1980). Los vampiros de Sudamérica *Desmodus rotundus* cuentan con un sofisticado sistema olfativo que les capacita para detectar concentraciones ínfimas (de alrededor del 4°/₀₀₀ en porcentaje de volumen) de ácido butírico, que es uno de los principales compuestos aromáticos del sudor. Los vampiros son capaces de detectar a sus hospedadores en la oscuridad empleando pistas olfativas. Una vez ha comido, el vampiro orina copiosamente sobre la víctima y puede así volver a localizarla con mayor seguridad en una ocasión posterior (Schmidt y Greenhail, 1971). Otra especie de murciélago neotropical, *Trachops cirrhosus*, se ha especializado en capturar ranas, especialmente machos, a los que localiza por sus vocalizaciones de cortejo (Tuttle y Ryan, 1980;

Ryan *et al.,* 1981; Ryan 1983a, b). La respuesta del murciélago no es indiscriminada en absoluto. Cuando Ryan y sus colaboradores dieron a elegir a varios murciélagos entre el sonido de dos especies de tamaño similar, una comestible y otra venenosa, los murciélagos prefirieron atacar al altavoz que emitía llamadas de la especie comestible (fig. 12.3). Los machos de rana Tungara (*Physalaemus pustulosus*) atraen a las hembras con una llamada doble: un silbido seguido de un chasquido. A veces, los machos, especialmente cuando cantan solos o en coros con pocos individuos, sólo emiten el silbido inicial. Ryan (1983b) demostró que las hembras eran mucho más atraídas por la llamada completa que por sólo el silbido pero, por desgracia, los murciélagos también lo eran. Los machos de rana Tungara se ven, así, enfrentados a un cruel dilema: no cantar (o emitir silbidos) para evitar ser devorados a costa de no atraer hembras o cantar para atraer hembras a riesgo de ser detectados por el predador. Ryan *et al.* (1981) comprobaron que cuando los machos se reúnen en coros numerosos, la probabilidad de ser capturados por el murciélago disminuye por un efecto de dilución. Todo ello sugiere que los machos optan por la primera alternativa cuando el riesgo de predación es alto. Este ejemplo nos muestra

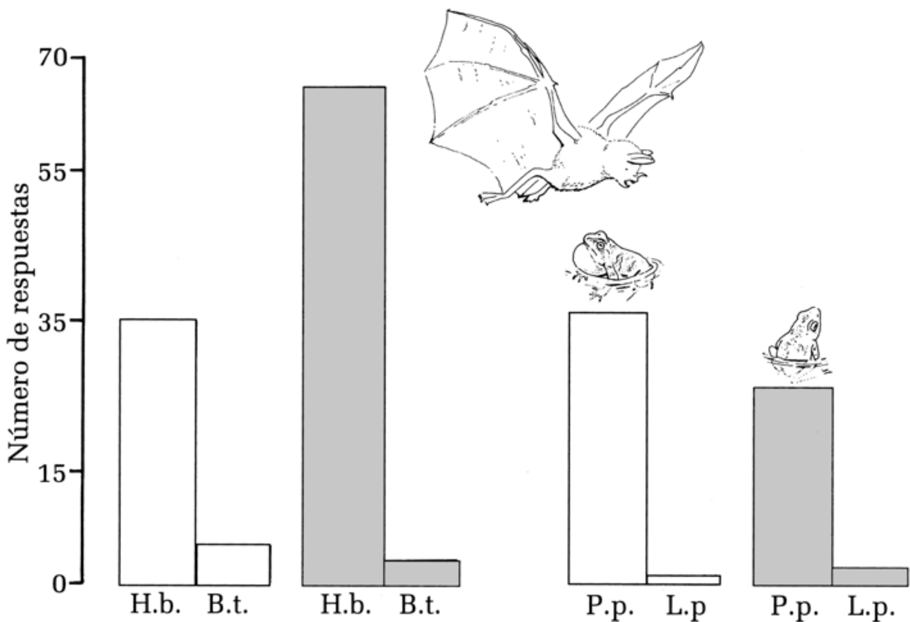


Figura 12.3.–Respuestas del murciélago *Trachops cirrhosus* a altavoces que emiten llamadas de diferentes especies de anfibios. Las barras claras indican los resultados de un experimento en cautividad. Las barras oscuras se refieren a la respuesta de murciélagos en libertad. H.b.: *Hyla boulengeri,* una rana comestible de tamaño adecuado. B.t.: *Bufo typhonius,* una especie venenosa de tamaño similar a la anterior. P.p.: *Physalaemus pustulosus,* una especie comestible de tamaño adecuado. L.p.: *Leptodactylus pentadactylus,* una especie comestible de tamaño excesivamente grande (Tuttle y Ryan, 1980; dibujo de Alcock, 1989).

cómo, en la evolución de una señal, pueden tener una gran importancia las limitaciones ecológicas y que la solución final puede no ser la mejor de todas las posibles.

El conocimiento de los factores físicos que afectan a la transmisión de una señal permite hacer predicciones acerca de cómo debería haber afectado la selección natural al diseño de una señal para hacer más efectiva su transmisión. Sabemos todavía poco acerca de la física de la transmisión de señales químicas y visuales pero se han realizado ciertos avances en lo que a la transmisión de señales acústicas se refiere.

Cuando un sonido atraviesa el aire, choca con múltiples obstáculos. Un sonido grave, de baja frecuencia, posee una elevada longitud de onda y puede sortear todos los obstáculos cuyo diámetro sea inferior a su longitud de onda. Un sonido más agudo se reflejará un mayor número de veces, por lo que se irá dispersando en direcciones caóticas a medida que nos alejamos de la fuente. Como consecuencia, los sonidos graves poseen una distancia de transmisión más elevada en ambientes heterogéneos que los sonidos agudos. Esto equivale a decir que, si se emiten dos sonidos de distinta frecuencia con la misma intensidad, detectaremos a una distancia dada una mayor intensidad para el sonido más grave y, por tanto, una distancia más larga a la que podemos detectar una intensidad mínima para ser oída (Morton, 1975; Marten y Marler, 1977). Ya hemos visto que las señales acústicas pueden delatar la presencia de un animal frente a un predador, por lo que podemos hacer dos predicciones:

a) En una especie con un repertorio de vocalizaciones variado, las señales que se emplean en la comunicación a corta distancia deberían ser más agudas que las que van destinadas a receptores lejanos, siempre que ambas sean emitidas con una intensidad similar. Afortunadamente, existe un caso que permite ensayar la predicción. El mangabey de mejillas grises *Cercocebus albigena* es un mono que vive en grupos que defienden un territorio comunal frente a otras tropas vecinas. Existen dos tipos de vocalizaciones que se emplean en dos contextos diferentes pero que son emitidas con una intensidad muy similar: una llamada que sirve para mantener el espaciamiento entre grupos y otra que es emitida durante los encuentros agresivos entre miembros de la misma tropa. Sin embargo, la llamada de espaciamiento es más grave (entre 300 y 400 Hz) que la llamada agresiva (1.000-3.000 Hz) y, de hecho, la primera presenta una distancia de alcance tres veces más larga (Waser y Waser, 1977).

b) Las especies sometidas a un riesgo de predación más alto deberían emplear, en conjunto, llamadas más agudas (una vez más, siendo todo lo demás igual). Esta predicción es difícil de ensayar a menos que podamos elegir un tipo concreto de llamada que sirva para

resolver un problema similar en el conjunto de especies que se comparan. Un ejemplo que puede servir es el de las llamadas de petición de alimento de crías de aves nidícolas, que sufren una elevada mortalidad causada por los predadores de nidos. Se sabe que las especies que crían en lugares seguros, como cavidades o nidos suspendidos de paredes y techos, son menos vulnerables a la predación (Lack, 1968). Si se comparan especies de tamaño similar (ya que, en promedio, las aves de mayor tamaño emiten llamadas más graves), esperaríamos encontrar que las especies que crían en lugares seguros emitan llamadas más graves. La figura 12.4 muestra que esto es efectivamente lo que ocurre.

Pero la atenuación dependiente de la frecuencia no es el único factor que afecta a la transmisión del sonido de una forma predecible. Una señal que atraviesa el aire también se degrada como consecuencia de las reflexiones contra objetos sólidos, que provocan ecos y destruyen el diseño original, «emborronando», por así decir, el sonograma (fig. 12.5). Puesto que los ecos están provocados por reflexiones, las frecuencias agudas son más sensibles

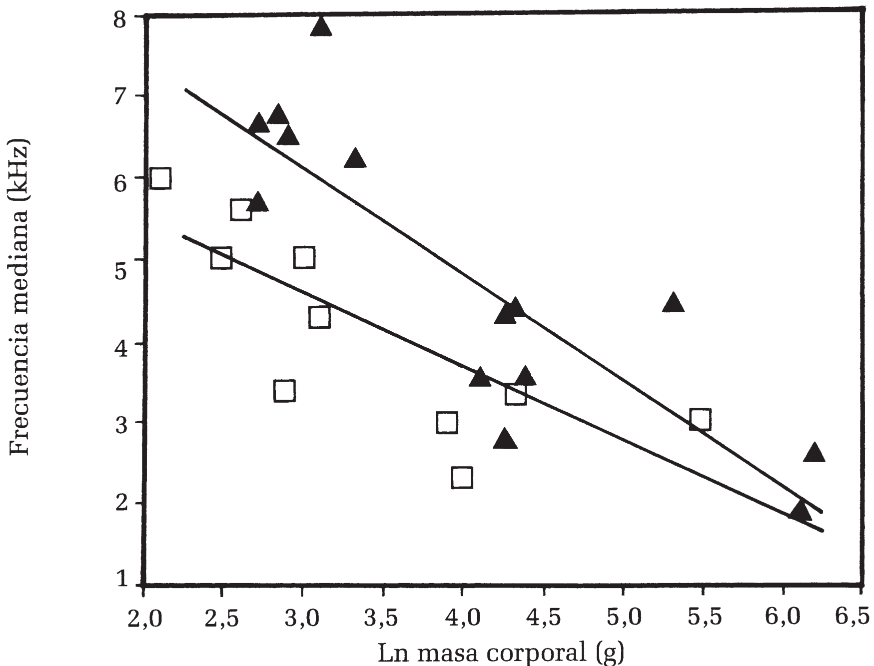


Figura 12.4.–Frecuencia mediana de las llamadas de petición de alimento de crías de 24 especies de aves nidícolas. Cuadrados: especies que anidan en lugares seguros. Triángulos: especies que construyen nidos abiertos sobre la vegetación. Para dos especies de tamaño similar, la que cría en nidos expuestos a un riesgo más elevado de predación presenta llamadas más agudas (de Redondo y Arias de Reyna, 1988b).

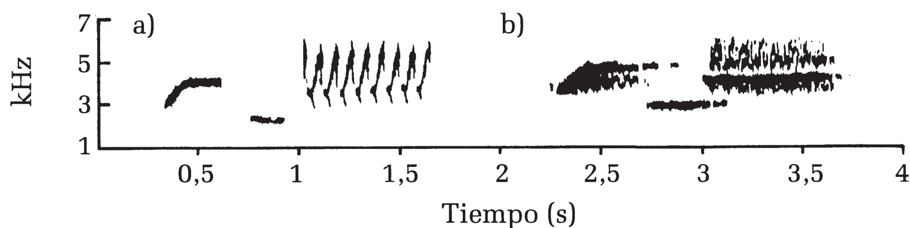


Figura 12.5.–Sonograma del canto de un macho de paseriforme (*Pipilo erythrophtalmus*) grabado a muy corta distancia del pájaro (a) y a una distancia mayor tras haber atravesado un espacio de bosque (b). La degradación provocada por ecos destruye por completo el trino final, mientras que las dos notas introductorias de un rango de frecuencias estrecho, se ven menos afectadas (de Wiley, 1983).

que las graves a degradarse por efecto del eco en ambientes heterogéneos. Otra causa de degradación son las fluctuaciones irregulares de intensidad causadas por el viento y las turbulencias de aire. El efecto que éstas tienen sobre una señal es que atenúan cualquier porción de la misma de forma impredecible y es equivalente al que podemos obtener subiendo y bajando de forma rápida, brusca y aleatoria el mando de volumen de un aparato de radio. Ambas causas de degradación distorsionan la señal original, por lo que el emisor corre el riesgo de que los receptores no la identifiquen correctamente (Wiley y Richards, 1978). Los ecos son una fuente de degradación muy importante en bosques densos mientras que en zonas más abiertas, predominan las fluctuaciones irregulares de intensidad. Como se aprecia en la figura 5, una señal resistente a la degradación por ecos debería ser grave y no contener series rápidas de notas (trinos) que pueden perder su solución de continuidad, sino más bien consistir en silbidos de tonos más o menos puros. Por el contrario, una señal repetitiva resistente a la degradación por fluctuaciones rápidas de amplitud debería consistir en trinos muy rápidos, a fin de que una gran cantidad de notas iguales puedan ser captadas en un espacio breve de tiempo. Las vocalizaciones de las aves de Panamá se adecuan bien a lo que cabría esperar de acuerdo con lo anterior. Las aves de la selva poseen cantos graves (en promedio, alrededor de 2 kHz), contienen una elevada proporción de tonos puros (87%) y abarcan un rango de frecuencias estrecho (1,5 kHz). Por el contrario, las aves de sabanas y praderas cantan con frecuencias más agudas (4,4 kHz), contienen menos tonos puros (33%) y abarcan un rango de frecuencias más amplio (3,5 kHz) (Morton, 1975; Wiley y Richards, 1978).

12.3. Ritualización y el origen evolutivo de las señales

El estudio de las señales comunicativas ha sido de crucial importancia en el desarrollo histórico de la Etología como parte de la Biología Evolutiva (ver capítulo 2). La gran aportación realizada por etólogos pioneros como

Huxley, Lorenz o Tinbergen al considerar que los patrones de comportamiento sufren un proceso evolutivo similar al de las estructuras morfológicas, se basó en gran medida en la observación de que muchas señales han evolucionado a partir de actos o estructuras carentes en principio de función comunicativa y que a veces era posible seguir la pista filogenética del proceso comparando señales homólogas en especies actuales. El proceso evolutivo mediante el que estructuras y movimientos se ven modificados por selección natural para mejorar su eficacia como señales se denomina ritualización (fig. 12.6). Rastrear la historia evolutiva de una señal requiere, sin embargo, un conocimiento preciso de la filogenia del grupo. A pesar de que este tipo de análisis fue muy popular en

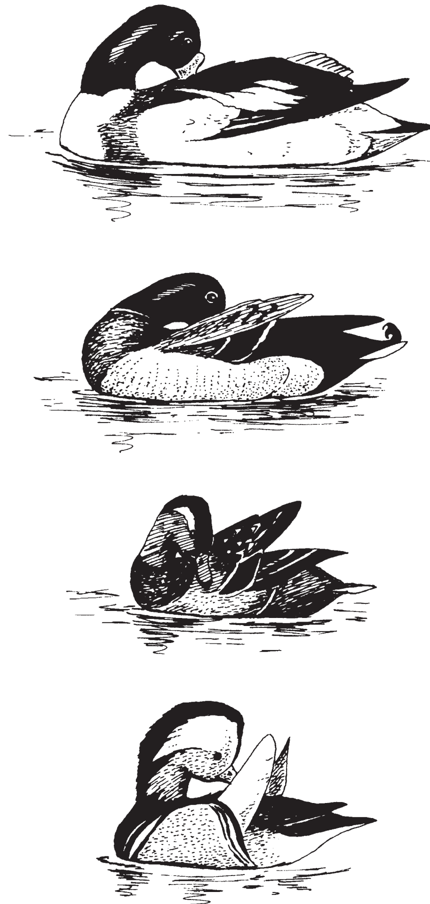


Figura 12.6.–Algunos de los posibles estadios evolutivos del proceso de ritualización de una señal, el acicalado de cortejo en patos. De arriba a abajo: acicalado funcional en el tarro blanco *Tadorna tadorna* y del ánade real *Anas platyrrhynchos;* el acicalado más estereotipado de las secuencias de cortejo de la cerceta caretona *Anas querquedula*; acicalado completamente ritualizado del pato mandarín *Aix galericulata* (de McFarland, 1987).

el pasado, la realidad es que muy pocos de estos estudios han empleado árboles filogenéticos fiables obtenidos mediante técnicas modernas (por ejemplo, secuenciación o hibridación de ADN y taxonomía numérica), por lo que sus conclusiones son aun cuestionables. Típicamente, la ritualización supone que los movimientos se vuelven repetitivos, exagerados y estereotipados (es decir, poco variables) y a menudo se acompañan del desarrollo de morfologías conspicuas que los hacen destacar, como colores brillantes y estructuras eréctiles.

Imaginemos una pareja de animales, actor y reactor, en una etapa temprana del proceso de ritualización, interaccionando entre sí (por ejemplo, intentando convencer al otro para que abandone un recurso escaso antes de iniciar un combate violento). Ciertos movimientos del actor pueden ser de gran ayuda al reactor a la hora de anticipar cuál será el siguiente movimiento importante del actor, por ejemplo atacar o huir. Si el actor siempre levanta un brazo antes de propinar un puñetazo, la selección favorecerá a aquellos reactores que son capaces de anticiparse al golpe, para esquivarlo o huir, observando cuándo el actor levanta su brazo algo más de lo normal. Una vez que esto ocurre, la selección favorece a aquellos actores que levantan su brazo como una forma barata y simple de hacer que los reactores huyan, con lo que la elevación de un brazo comenzará a evolucionar para convertirse en una señal de amenaza. No cabe duda de que el proceso de ritualización es el resultado de una carrera de armamentos intraespecífica de actores contra reactores. Lo que no es tan evidente, como veremos más tarde, es por qué –y para quien– supone una «mejora» emplear señales cada vez más exageradas, repetitivas y estereotipadas. Pero antes de abordar este punto veamos un ejemplo, tomado de Alcock (1989), de cómo puede reconstruirse la filogenia de una señal ritualizada sin recurrir a estudios comparativos del tipo que aparece en la figura 6.

Aunque hoy nos parezca descabellado, durante mucho tiempo se pensó que las hienas manchadas *Crocuta crocuta* eran hermafroditas. Las hembras presentan una réplica casi exacta del pene y el escroto de los machos que es, en realidad, un clítoris «ritualizado» y que, aunque no cumple obviamente la función del pene verdadero, es igualmente eréctil. Cuando dos hienas se encuentran, inician un saludo en el que ambas olfatean sus penes (o clítoris) erectos. Las ceremonias de saludo son muy frecuentes entre las hienas manchadas, que viven dentro de sociedades complejas y organizadas en las que se practica la caza cooperativa de grandes ungulados. Las hembras de otras especies de hienas que cazan solas o en grupos pequeños y poco organizados presentan clítoris de un tamaño normal. La sociedad de las hienas manchadas se encuentra fuertemente jerarquizada. Sólo el macho dominante se reproduce y tanto machos como hembras dominantes gozan de acceso preferente a las presas una vez abatidas, por las que se establece una competencia intensa. La dominancia está asociada con la agresividad, que a su vez depende del estado hormonal,

principalmente de los niveles de testosterona. Una hembra mutante con niveles de testosterona superiores a la media tendría un éxito reproductor alto ya que alcanzaría un rango elevado y podría producir hijos de buena calidad capaces de convertirse en machos dominantes. De hecho, cuando se midió la concentración de andrógenos en la sangre de las hienas, se encontró que las hembras presentaban niveles inusualmente altos, en comparación con otros mamíferos. Ello significa que los embriones de hiena manchada se ven expuestos durante la gestación a una elevada concentración de testosterona, lo que provoca, al igual que en otros mamíferos, el que los caracteres sexuales femeninos se masculinicen. Muy probablemente, la hija de una hembra con altos niveles de testosterona heredará en parte el carácter, por lo que el grado de masculinización del clítoris puede comenzar a ser usado por otras hembras como un indicador de la motivación agresiva de la hembra portadora, de forma análoga a como se empleaba la elevación de los brazos en el ejemplo anterior. Una vez esto ocurre, el proceso de ritualización de la señal ha comenzado.

12.4. Información y persuasión

Hubo un tiempo, no demasiado lejano (véanse la mayoría de los documentales de televisión), en que se pensaba que la selección natural favorecía los caracteres que aseguraban la supervivencia de la especie. De acuerdo con este punto de vista erróneo, que la Sociobiología corrigió, las relaciones entre congéneres eran fundamentalmente armoniosas. Incluso en el caso de interacciones agresivas, los contendientes se beneficiarían de emplear señales que revelasen de forma fiable las cualidades de ambos. Así, el menos competente de los dos abandonaría generosamente el combate, dejando el recurso en manos del más apto. Las señales evitaban derramamientos innecesarios de sangre y despilfarros de tiempo y energía, contribuyendo a la perpetuación y mejora de la especie. En aquellos primeros análisis teóricos de la comunicación y la ritualización de las señales se encontraba implícita la idea de que la selección natural moldea las señales de forma que resulten cada vez menos ambiguas, es decir que contengan información (reduzcan la incertidumbre del reactor) acerca de las intenciones o la calidad (especie, tamaño o estado físico) del actor. Ciertas señales son informativas sin lugar a dudas. La famosa danza social de las abejas descubierta por von Frisch (1967) constituye un ejemplo perfecto (fig. 12.7) (Gould, 1976; Haldane y Spurway, 1954). Antes de presenciar la danza, cada obrera que permanece en el panal sabe menos acerca de la fuente de alimento que después de presenciar la danza. Los elementos de la danza pueden ser traducidos a variables físicas del mundo real: una distancia y una orientación con respecto al sol. De acuerdo con esta visión de la comunicación, las señales ritualizadas habrían podido alcanzar un grado de estereotipia elevado [lo que Morris

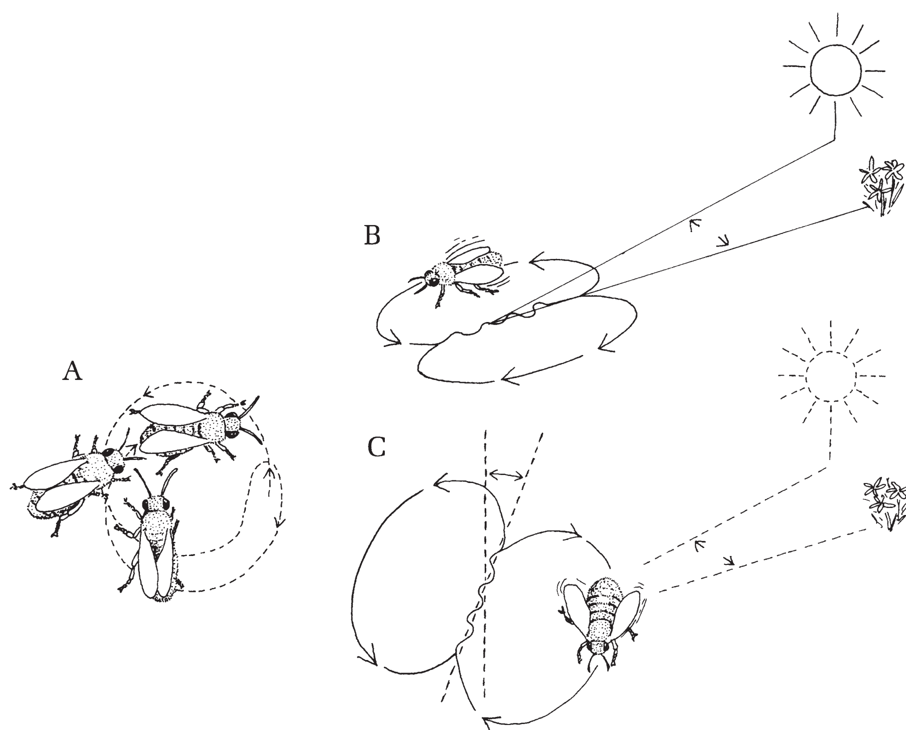


Figura 12.7.–Cuando una abeja encuentra una fuente de néctar vuelve al panal y transmite a otras obreras información acerca de la fuente. Si el alimento se encuentra a distancias cercanas (hasta 50-80 m), la abeja realiza una danza circular (A) que en la figura es seguida por otras dos obreras situadas por debajo. Durante la danza circular, el actor transmite olores de la fuente que son empleados por los receptores para limitar la búsqueda a determinadas zonas de las inmediaciones del panal. Si la fuente se encuentra más lejana, la abeja realiza una danza más compleja cuya trayectoria sigue dos círculos en sentido opuesto con una serie de vibraciones abdominales en su intersección (B). El número de veces que la abeja completa la danza por unidad de tiempo, el número de vaivenes abdominales y la frecuencia de vibración de las alas transmiten información acerca de la distancia a la fuente, que es útil hasta los 600 m aproximadamente. Si la danza se realiza en el exterior, la dirección de la fuente está determinada por el eje de intersección de los dos círculos. En el interior del panal, en cambio, dicho eje se orienta en relación con la gravedad un ángulo igual al que debe desviarse del sol la obrera que ha recibido la información (C) cuando abandone el panal (de Alcock, 1989).

(1957) llamó una «intensidad típica»] con objeto de evitar confusiones en los reactores. Por ejemplo, las señales empleadas en el cortejo serían seleccionadas para informar de forma redundante al reactor acerca de la especie a la que pertenece el actor, funcionando como mecanismos de aislamiento reproductivo. De hecho, cuando dos especies próximas se encuentran en simpatría, las señales de cortejo suelen ser más diferentes que cuando viven en poblaciones separadas (tabla 12.2). Cuando las señales sirven para informar, tanto el actor como el reactor se benefician

de una respuesta adecuada. La carrera de armamentos es, por tanto, una carrera simétrica en la que ambas partes mejoran progresivamente sus capacidades de información y decodificación de las señales.

Tabla 12.2.–Características acústicas de las llamadas de apareamiento de dos especies próximas de rana del genero *Acris* en áreas de simpatría y alopatría (Blair, 1958).

	Frecuencia dominante (Hz)	*Intervalo entre notas*
EN SIMPATRÍA:		
A. gryllus	3.480	variable de 0,65 a 0,22 s
A. crepitans	4.043	muy regular cada 0,21 s
EN ALOPATRÍA:		
A. gryllus	aprox. 3.900	regular cada 0,25 s
A. crepitans	aprox. 3.800	regular cada 0,25 s

Las señales informativas no tienen por qué restringirse a la comunicación intraespecífica. Un ejemplo llamativo lo encontramos en la interacción mutualista entre los humanos y un pequeño pájaro africano, el indicador de la miel *Indicator indicator* (Isack y Reyer, 1989). Escritos de viajeros que se remontan al siglo XVII refieren que, en muchas partes de África, los indicadores guían a seres humanos y otros mamíferos hacia panales de abejas silvestres. Cuando encuentran el panal, el pájaro espera a que su colaborador coma la miel y luego él se alimenta de las larvas y la cera, recursos que difícilmente puede obtener de un panal intacto. El 96% de los panales sólo son accesibles al indicador después de haber sido abiertos por los humanos. Isack y Reyer comprobaron que, cuando los nativos son ayudados por el indicador, la eficiencia de búsqueda de panales se incrementa en al menos un 65%, y probablemente mucho más. Cuando salen en busca de miel, los nativos emiten un silbido específico que atrae al pájaro. Este vuela próximo a los humanos, cambia con frecuencia de posadero y emite una serie de sonidos breves. Luego realiza un vuelo llamativo en una dirección y desaparece durante un lapso de tiempo para reaparecer más tarde y repetir las llamadas y los vuelos cortos de rama en rama y volver a desaparecer después. Esta serie de apariciones y desapariciones continua hasta que el grupo alcanza la colonia. Los buscadores de miel profesionales sostienen que son capaces de deducir, en base al comportamiento del indicador, la dirección del panal, la distancia a la que se encuentra y cuándo la búsqueda ha terminado. Isack y Reyer comprobaron que, efectivamente, la dirección en la que el pájaro desaparece cuando se ausenta indica la dirección del panal. El tiempo que el indicador permanece ausente durante su primera desaparición está correlacionado, tal como sostienen los nativos, con la distancia a la que se encuentra el panal, así como la distancia media entre dos posaderos

consecutivos durante los episodios en que el pájaro se aproxima al grupo de recolectores (fig. 12.8). Cuando el grupo llega al nido, el pájaro emite un tipo diferente de llamada y deja de responder a los silbidos y gritos de los humanos. Si éstos no descubren el panal (o fingen no descubrirlo), el pájaro puede abandonarlos definitivamente o comenzar a emitir de nuevo llamadas de seguimiento para comenzar una nueva ruta de búsqueda hacia un panal cercano.

Pero la forma en que conocemos que opera la selección natural nos hace sospechar que un animal sólo empleará señales cuando al hacerlo se beneficie de los efectos que éstas ejercen sobre el comportamiento de los reactores. Con esto no hemos aportado nada nuevo a lo anterior pero ¿Qué ocurre cuando el reactor no se beneficia de responder en la forma en que el actor «desea» que lo haga? Existen dos situaciones en las que un animal puede actuar no en su propio beneficio sino en beneficio de otro que emite una señal. Una de ellas ya nos es familiar y es el engaño. Los cucos, las arañas boleadoras y el rape pescador obtienen alimento no empleando sus propios músculos para buscarlo sino actuando sobre el sistema nervioso y los músculos de sus hospedadores o presas, que evi-

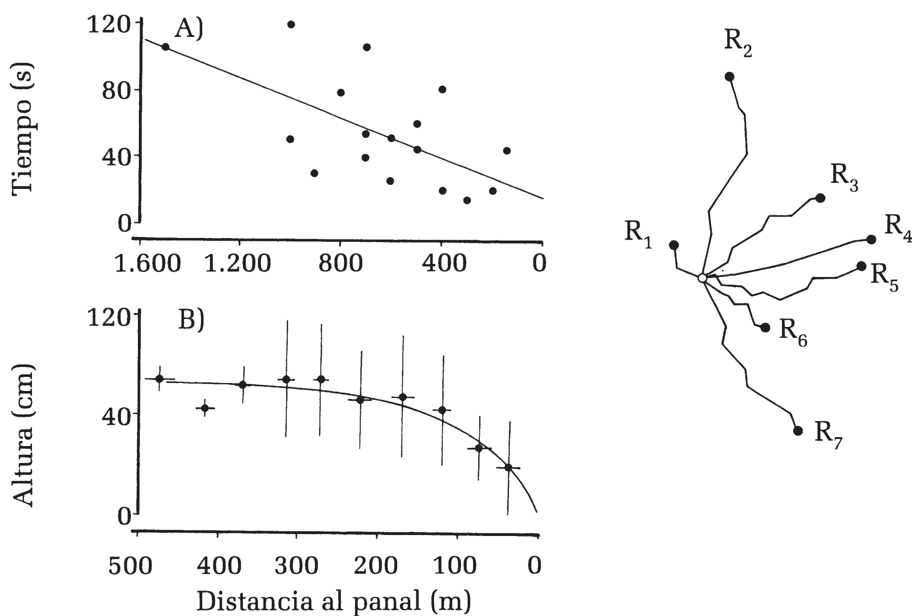


Figura 12.8.–A) Duración de la primera desaparición de indicadores de la miel después de haber tomado contacto con el grupo de recolectores, representada frente a la distancia al panal. B) Altura media (± DT) de las perchas utilizadas por el indicador como posadero durante los encuentros sucesivos con el grupo de recolectores a diferentes distancias del panal. C) Rutas seguidas por el indicador hacia un mismo panal (R1 hasta R7) desde diferentes puntos de partida (de Isack y Reyer, 1989).

dentemente actúan en contra de sus propios intereses. La otra forma de manipulación que podemos encontrar, en teoría, es la persuasión.

Las hembras de canario entran en fase reproductiva cuando los niveles de gonadotropina en sangre se elevan y el ovario comienza a segregar estrógenos. Si un fisiólogo quiere que una hembra de canario entre en fase reproductiva, puede hacer varias cosas: inyectar gonadotropina o estrógenos, aumentar la duración del ciclo diurno o hacerle escuchar el canto de un macho de canario. Esto último es lo que hace, lógicamente, un macho de canario (Dawkins, 1982). ¿Hasta qué punto puede dejarse la hembra «convencer» por un macho determinado aunque ello no le beneficie? La teoría de las carreras de armamentos sugiere que, cuando la comunicación sólo aporta beneficios al actor, tanto éste como el reactor iniciarán un proceso desenfrenado en que los actores desarrollarán señales cada vez más persuasivas y los reactores desarrollarán una resistencia cada vez más efectiva a la persuasión. Esta es una carrera asimétrica y, de acuerdo con la teoría, cabría esperar que los actores pudiesen realmente persuadir a los reactores cuando los primeros gozasen de algún tipo de ventaja en la carrera, como por ejemplo una presión selectiva más alta. La visión del proceso comunicativo como persuasión y resistencia a la persuasión predice muchos de los patrones que se observan en el proceso de ritualización de las señales, como la exageración de los diseños y los movimientos repetitivos. Una analogía válida son los anuncios publicitarios. Los anuncios explotan la susceptibilidad del público a dejarse influir favorablemente por ciertos estímulos (por ejemplo, sexo o gestos amistosos y alegres o música) para crear una impresión favorable frente a otros estímulos asociados que, por sí mismos, serían mucho más neutrales o incluso perniciosos, como un detergente o una marca de cigarrillos. En realidad, los anuncios no informan ni engañan al espectador, simplemente le convencen (Dawkins y Krebs, 1978; Dawkins, 1982; Krebs y Dawkins, 1984).

Detectar auténticos casos de persuasión es, sin embargo, una tarea difícil porque habría que estar seguro de que los reactores no se benefician al responder en la forma en que lo hacen. Por ejemplo, si el canto de los machos de paseriformes ha evolucionado como una señal persuasiva, cabría esperar que los machos con cantos más elaborados, largos o repetitivos tuviesen mayor éxito a la hora de atraer hembras. Esto es efectivamente lo que encontró Catchpole (1980) en el carricero común (*Acrocephalus scirpaceus*). Los machos que emitían cantos complejos, que incorporan una gran variedad de sonidos copiados de otras especies, suponían una ventaja a la hora de encontrar pareja. Pero ocurre que, cuando una hembra elige a un macho de canto complejo, está eligiendo con mucha probabilidad a un macho viejo que ha tenido tiempo de aprender sonidos, es decir genes de buena calidad (ver capítulo 15). La cuestión de si las señales, especialmente las que se emplean en contextos de cortejo, son indicadores fiables de la calidad de los actores o no, constituye un tema

actualmente en debate, del que nos ocuparemos más adelante en este capítulo. Es probable que algunas de las adaptaciones que presentan los pollos de aves parásitas sean en realidad señales persuasivas (Dawkins, 1982). Muchas especies poseen llamadas de petición extraordinariamente largas, repetitivas y persistentes (Redondo, 1994). En el caso del críalo, cada una de las llamadas que integran la serie posee una estructura que imita a las llamadas del hospedador pero la serie completa es algo completamente distinto. Mientras que una cría hambrienta de urraca pide alimento de forma intermitente durante 20 ó 25 s y luego cesa, el pollo de críalo puede mantener su petición insistente de forma continuada durante más de un minuto y medio (Redondo y Arias de Reyna, 1988a; Redondo, 1994). Sin embargo, como veremos más tarde, la duración de las señales de solicitación puede ser empleada por los padres como un indicador fiable del hambre de las crías (lo que ocurre es que el padre pájaro no sabe que el pollito de cuco que ha nacido en su nido no es, en realidad, hijo suyo. Este asunto se aclarará en la última sección), por lo que incluso este caso no sirve muy bien para demostrar la existencia de persuasión ¿Es esto un final gris para una idea que parecía tan sugestiva? En el siguiente apartado veremos que no.

12.5. Explotación sensorial: la belleza existe en el ojo del que la contempla

Los machos de muchas especies poseen adornos elaborados o llamadas conspicuas que sirven para atraer a las hembras en la época de reproducción. Tal como sugería la teoría de Fisher (ver capítulo 15), las hembras de estas especies deberían mostrar una preferencia heredable por los ornamentos de los machos de su especie. Se encontró que, efectivamente, esto era cierto en general. Sin embargo, se encontró que las hembras de algunas especies cercanas también presentaban una preferencia por estos mismos adornos, a pesar de que los machos de su especie no los presentaban. Dicho así, parece un hecho trivial, pero veámoslo con más detalle en un ejemplo. Los peces del género *Xiphophorus,* muy conocidos de todos los aficionados a los acuarios, se dividen en tres grupos de especies: dos grupos de platis y los xifos o colas de espada. Como su nombre indica, sólo los machos de xifo poseen espada, un adorno sexual secundario formado por el alargamiento de los radios ventrales de la cola. Los machos de xifo hacen gala de su adorno, contorsionándose y nadando velozmente hacia adelante y atrás, frente a hembras receptivas y otros machos rivales. Los machos que poseen espadas proporcionalmente más largas ocupan rangos más altos en la jerarquía de dominancia y obtienen más cópulas, principalmente porque las hembras eligen los machos con espadas más largas. Ninguna de las especies de los dos grupos de platis presenta espada y su cortejo es mucho menos elaborado. En otros muchos

sentidos, xifos y platis son muy similares y de hecho es corriente que se crucen entre sí cuando se les mantiene en el mismo acuario, produciendo híbridos viables. Es más frecuente, sin embargo, que los cruces sean el resultado de macho xifo *x* hembra plati que viceversa. La razón es que, aunque sólo los machos de xifo poseen espada, tanto las hembras de xifo como las de plati prefieren aparearse con machos de espada más larga. A veces, una hembra de plati que puede elegir entre un xifo macho con una gran espada y un macho de su especie de baja calidad, simplemente sucumbe ante el xifo. Si, de forma experimental, colocamos espadas artificiales a varios machos de plati, las hembras claramente eligen a los de espada más larga. Mientras no se conocía la filogenia de estas especies, la hipótesis más sensata (o más consistente con la idea de Fisher) para explicar cómo es posible que las hembras de plati hayan evolucionado una preferencia por un carácter que, para ellas, *no* existe en la práctica, sería que los xifos representan la condición ancestral del grupo. El antepasado común de xifos y platis sería semejante al xifo actual: machos con espada y hembras a las que les gustan las espadas. Luego, por alguna razón, los dos grupos de platis perdieron la espada, pero las hembras conservaron la preferencia. La verdad, sin embargo, es que la ausencia de espada representa la condición ancestral: Las hembras de plati prefieren una señal que jamás estuvo presente en la historia evolutiva de su grupo (Basolo, 1991) (fig. 12.9). Lo que este resultado sugiere es que la espada evolucionó en los xifos como una señal que tuvo éxito porque explotaba una desviación sensorial pre-existente en la forma en que las hembras reconocen y eligen a una pareja potencial. Este mecanismo se conoce como Explotación Sensorial. Otro ejemplo de señal que posiblemente ha evolucionado por explotación sensorial ya nos es conocido: el chasquido de las llamadas de rana Tungara que atraía tanto a las hembras como a los murciélagos. Sólo los machos de rana Tungara y los de su especie hermana *P. petersi* añaden chasquidos a sus llamadas (que las hembras prefieren), los cuales parecen haber evolucionado en el antecesor más reciente de ambas. Sin embargo, las hembras de otra especie estrechamente relacionada (aunque menos que las dos primeras entre sí), *P. coloradorum,* también prefieren llamadas con chasquidos, a pesar de que los chasquidos no existen en absoluto en el repertorio de los machos de esta especie. Igual que en los xifos, la preferencia parece haber evolucionado antes que la señal, y esta última parece haberlo hecho aprovechando la preferencia que existía en las hembras con anterioridad (Kirkpatrick y Ryan, 1991).

Aunque el mecanismo fisiológico concreto que subyace a la Explotación Sensorial aún no se conoce con detalle, es muy probable que sus principios sean bastante simples y generales. Los órganos sensoriales de los animales, así como los circuitos nerviosos asociados a ellos, han evolucionado en un mundo donde, cada segundo que pasa, se reciben millones de estímulos pero sólo unos pocos de ellos son necesarios o relevantes

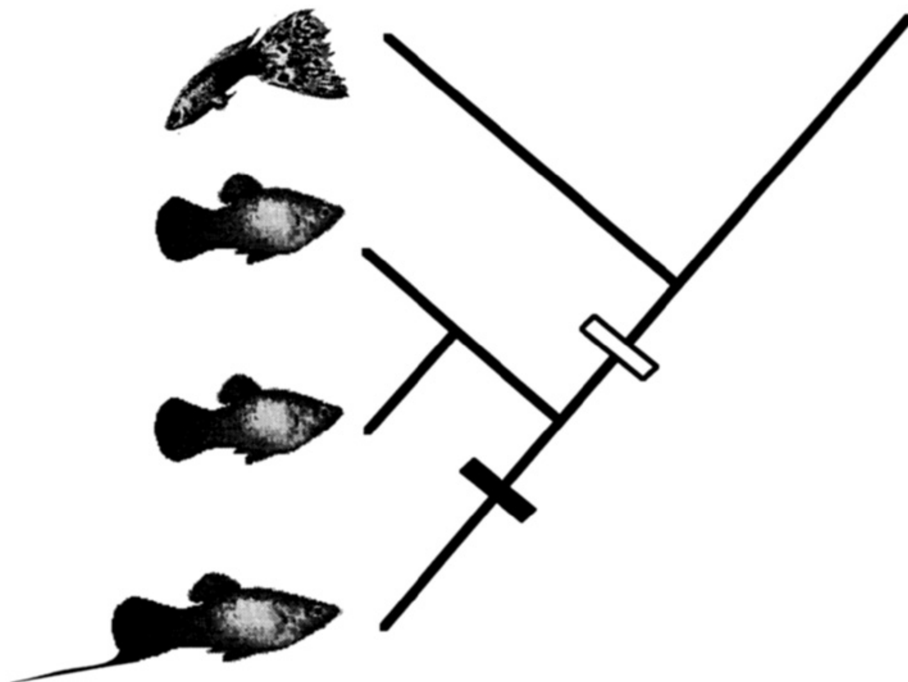


Figura 12.9.–El género *Xiphophorus* pertenece a la familia *Poeciliidae*, de la que forman parte otros géneros (p. ej., *Priapella,* un género sin espada que es el más próximo a *Xiphophorus,* o *Poecilia,* al que pertenece el gupi de arriba). El género comprende tres grupos de especies, de los que aparece un ejemplo de cada en la figura: dos grupos de platis y uno, más reciente, de xifos. La preferencia en las hembras por machos con cola de espada, representada por un rectángulo blanco, constituye una condición ancestral en el género compartida por los tres grupos. La presencia de espada, representada por un rectángulo negro, apareció en el antepasado de los xifos, después de que éste grupo divergiera del tronco común. Una posibilidad alternativa es que tanto la espada como la preferencia aparecieran a la vez en el antepasado común (los dos rectángulos aparecerían juntos en lugar del blanco) pero la espada se ha perdido en el grupo de platis. Esta explicación, sin embargo, es menos parsimoniosa (requiere tres mutaciones en lugar de dos) y además no explica cómo la preferencia se ha mantenido en los platis en ausencia de la señal, por lo que se considera menos plausible.

en un momento dado. En términos puramente físicos, los estímulos relevantes (p. ej., el color de una posible pareja, un gusano para comer o un halcón volando alto en el cielo) no tienen por qué ser los más conspicuos, ni los más intensos ni los más numerosos. Los receptores sensoriales deben filtrar esa información, desechar la mayor parte de ella, amplificar o ecualizar los estímulos relevantes y someterlos a un primer «procesado» antes de enviarlos al cerebro, donde se terminarán de elaborar a fin de reducir el enorme grado de incertidumbre existente en la información bruta inicial. Cualquier sistema sensorial encargado de reconocer algo (una presa o una pareja), es decir de detectar configuraciones de estímulos que se corresponden con entes físicos relevantes (p. ej., la forma de un pre-

dador) se enfrenta a un dilema: o bien minimiza el error o bien minimiza el gasto necesario para funcionar. No existen mecanismos perfectos que sean simples y baratos y, a la vez, muy eficientes (es decir, con márgenes de error despreciables) (fig. 12.10). En realidad, comparados con los artefactos cibernéticos de factura humana, los mecanismos neurosensoriales de los animales asombran a los ingenieros porque son capaces de cumplir su función muy eficientemente dentro de unos márgenes muy bajos de consumo de tiempo y energía (incluyendo las estructuras materiales que soportan los sensores y circuitos necesarios). Esto es posible, en parte, gracias a una propiedad de los sistemas de reconocimiento conocida como «generalización».

Supongamos que en una especie de animales, las hembras han sido seleccionadas para reconocer a los machos de su especie prestando especial atención a dos caracteres que los diferencian de otras especies cercanas: una cola más corta (las otras la tienen más larga) y un penacho azul (el penacho no existe, o es de color rojo o marrón, en las otras especies). Si este sistema de reconocimiento fuese perfecto, las hembras reaccionarían sin error posible frente a todas las posibles imágenes de sus machos (en todas las posturas, con cualquier iluminación, a cualquier distancia o desde cualquier perspectiva) y jamás reaccionarían frente a una imagen del macho inapropiado. Ya que las posibilidades, en cualquiera de los dos sentidos, son prácticamente infinitas, la manera en que funciona el sistema de reconocimiento es heredar (o aprender, o, más posiblemente, ambas cosas a la vez) algunas de estas imágenes y luego clasificar las variantes nuevas que van apareciendo en las categorías que el sistema ya tiene almacenadas. En esto consiste la generalización. Una vez que la imagen nueva ha sido clasificada en una categoría, el sistema produce una respuesta (p. ej., excitarse sexualmente, o atacar o huir). Algunas de estas configuraciones nuevas producirán respuestas de menor intensidad (p. ej., excitarse menos) pero otras producirán respuestas de mayor intensidad que el modelo ya almacenado. Esto es así porque, ya que no existe una característica aislada capaz de garantizar por sí sola un cien por cien de aciertos, el sistema de reconocimiento produce su respuesta analizando varias características del objeto y produciendo una respuesta sumatoria dando más importancia a unas características que a otras, para al final obtener una percepción de conjunto. Las colas más cortas no sólo son patrimonio de los machos de su especie, sino que las poseen otros muchos animales. Algunos de ellos son importantes (por ejemplo, una rapaz nocturna) y poseen su propio modelo en el sistema de reconocimiento. Si se le da mucha importancia a la cola corta, a veces meteremos la pata de forma irreversible, yendo a caer en brazos de un predador. Los penachos azules los tienen otros muchos pájaros, e incluso los machos de la especie errónea más insidiosa parecen de color azul al amanecer en los días nublados. El resultado de todo ello es que si de pronto aparece un mutante

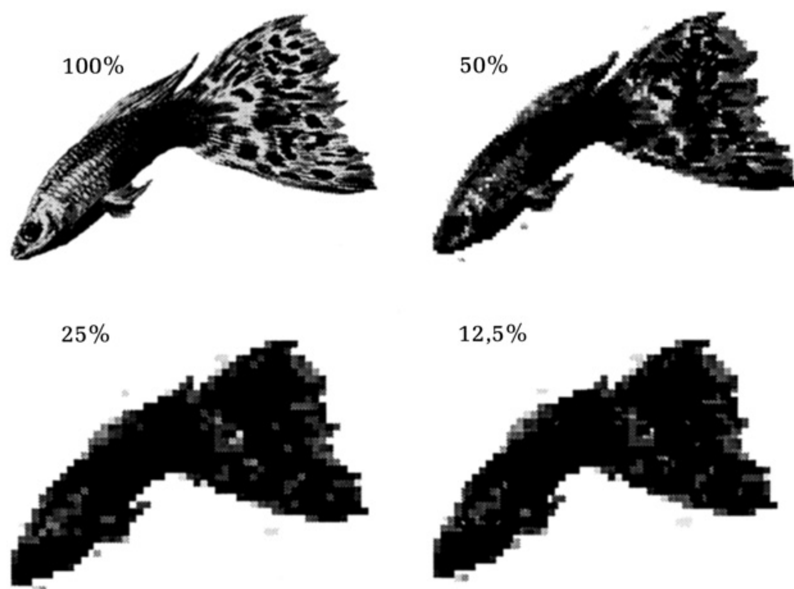


Figura 12.10.–Almacenar y procesar grandes cantidades de información, del tipo que requieren los sistemas neurosensoriales involucrados en la discriminación de señales o individuos, consume tiempo, energía y recursos adaptativos que pueden ser canalizados en otra dirección. No existe un sistema capaz de almacenar cantidades infinitas de información. El mecanismo neurosensorial de una hembra de gupi debe reconocer a los machos de su especie pero recibe cientos de millones de configuraciones de estímulos distintas por unidad de tiempo. Si una hembra de gupi vive en un universo carente por completo de otros estímulos, donde el único estímulo existente es una (y una sola) imagen de un macho, ésta puede ocupar el 100% de su capacidad para almacenar y procesar información. A medida que esta imagen debe compartir el sistema con otros estímulos, pudiendo sólo ocupar una fracción del mismo, se va perdiendo información. Esto es equivalente a que los machos aparezcan en más de una configuración diferente. Si, en lugar de una, existen dos (sólo dos, no lo olvidemos) posibles imágenes de un macho, cada una ocupará el 50% del sistema, con la pérdida de información consiguiente. Cuando el número de estímulos es alto (p. ej., ocho posibles imágenes, cada una con el 12,5% del total de capacidad), es necesario generalizar a fin de clasificar una imagen nueva equivalente (p. ej., igual en todo salvo con la boca abierta) en su categoría correcta. En el caso de la imagen 1/8 (12,5%), cualquier imagen semejante a la de la figura debiera ser correctamente clasificada como gupi macho de características semejantes al macho que ocupa un 100%, lo que requiere una regla de generalización bastante amplia. En el mundo real, las posibles imágenes de un sólo macho en una breve secuencia de tiempo incluyen varios cientos de millones de categorías nuevas (que difieren en la postura, perspectiva, escorzo, incidencia de la iluminación, posición relativa frente al observador, movimientos y tamaño percibido en relación con la distancia, la perspectiva y los objetos circundantes), que deben ser multiplicadas por el número de total de secuencias, por el número total de machos, el número de marcos externos, etc. A su vez, los machos representan sólo una fracción despreciable del total de información percibido por una hembra de gupi. Incluso la incalculable eficacia de los sistemas neurosensoriales de un vertebrado es incapaz de manejar una parte infinitesimal de toda esta información. La figura muestra la pérdida de información resultante de almacenar un fichero de ordenador que ocupa el 100% de la capacidad de memoria en sucesivos ficheros previamente ocupados, respectivamente, por una cantidad de información extra equivalente al 0, 50, 75 y 87,5% de la capacidad del fichero original, obligando al ordenador a que la pérdida de información afecte por igual a cualquier parte de la imagen.

con un gran penacho de un azul más profundo, su imagen producirá una respuesta sexual mucho más intensa que los machos de fenotipo salvaje. Este macho actúa como un estímulo supernormal debido a que existe una desviación en el sistema sensorial de reconocimiento en las hembras: cuanto más azul, mejor. Este efecto se puede ver muy potenciado si responder a determinadas configuraciones de estímulos es costoso (Staddon, 1975). Por ejemplo, interesarse por pájaros de cola ligeramente más larga puede ser peligroso porque la mayoría de ellos son rapaces que cazan pájaros. En este punto, resulta tarea fácil adivinar cuál sería el destino de un mutante afortunado con un enorme penacho de color azul cobalto y las plumas de la cola tan rizadas y cortas que apenas si le sirven para volar: dejaría más descendientes porque sus caracteres explotan, por casualidad, un sistema de reconocimiento que contenía una preferencia «oculta» (Enquist y Arak, 1993). Resulta asombrosa, una vez más, la intuición de C. Darwin cuando escribió: *«Al contemplar a un macho exhibiendo con tanta gracia su vistoso plumaje o sus espléndidos colores…, es imposible dudar que* [la hembra] *admire la belleza de su compañero».*

Las implicaciones de la Explotación Sensorial para la evolución de señales persuasivas son evidentes. No es ilógico pensar que señales más intensas, colores más conspicuos, movimientos más exagerados o repetitivos, o simplemente combinaciones completamente nuevas que no tienen por qué presentar un grado mayor de «cualidad» (color, movimiento o volumen), resulten más efectivas que las existentes con anterioridad para desencadenar la respuesta apropiada en los reactores.

12.6. Señales graduales y señales cooperativas

No todas las señales han evolucionado hacia un aumento de la exageración y la estereotipia. Toda adaptación es costosa y cuando tanto el actor como el reactor poseen intereses idénticos y se benefician de la transmisión de forma cooperativa, la señal debería reducirse a poco más que un «silbido de complicidad», a fin de no incurrir en costos innecesarios (Dawkins y Krebs, 1978; Krebs y Dawkins, 1984). Los observadores de animales que viven en grupos sociales complejos, como los primates, llegan a menudo a tener la impresión de que una buena parte de las relaciones comunicativas que tienen lugar entre los individuos se establecen en base a señales muy poco conspicuas, como miradas breves o sonidos de baja intensidad (p. ej., Altmann, 1980). Nadie ha intentado, por el momento, una comparación entre señales cooperativas y no cooperativas con el objeto de ensayar esta predicción.

Otros tipos de señal no son en absoluto estereotipadas sino que experimentan cambios graduales de intensidad mientras son ejecutadas (fig. 12.11). En este sentido, son señales informativas ya que los cambios

que presentan suelen ir correlacionados con la disposición del animal para realizar una acción determinada, es decir que reflejan su motivación.

El escaso espacio dedicado en este capítulo a las señales cooperativas no debe inducir al lector a pensar que este tipo de señales son relativamente raras en la Naturaleza. Al contrario, una gran parte, si no la mayoría

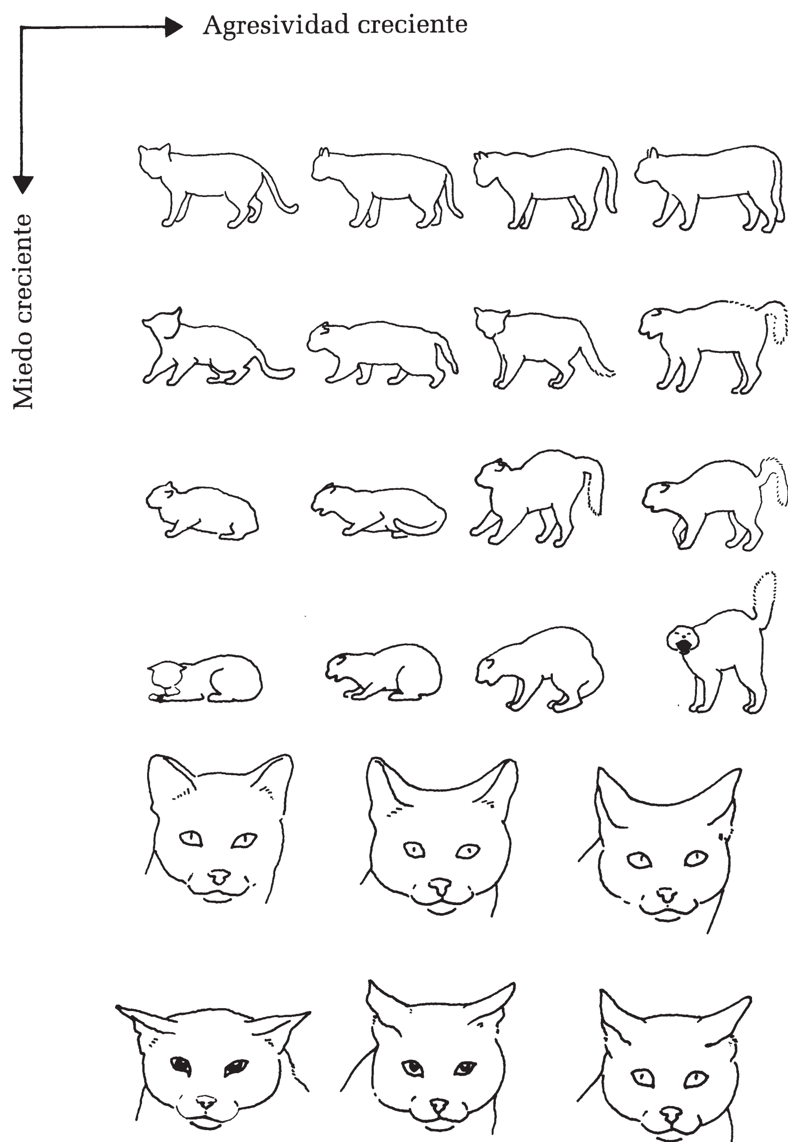


Figura 12.11.–Expresiones graduales de amenaza y miedo en el gato doméstico (de Hinde, 1966).

de las señales empleadas por animales que viven en grupos sociales y familiares estables, probablemente son señales graduales poco exageradas o estereotipadas. Sin embargo, desde el punto de vista teórico, las señales informativas y cooperativas plantean problemas mucho menos complejos e interesantes que las señales exageradas, persuasivas o engañosas. Del análisis de estas últimas trata el resto de este capítulo.

12.7. Sinceridad, evaluación y engaño

Los humanos y antropoides, como el chimpancé, viven dentro de sociedades en las que mentir es algo usual (De Waal, 1986; Werth y Flaherty, 1986). Ciertas mentiras humanas (como el engaño entre miembros de una pareja) pueden persistir durante años y otras pueden afectar simultáneamente a un gran número de individuos, como las tácticas de espionaje durante períodos de guerra. Nicolás Maquiavelo (citado por Sexton, 1986) aconsejaba que *«el general sabio nunca intenta ganar [la guerra] mediante la fuerza sino gracias al fraude»*.

En la comunicación animal, el concepto de engaño va estrechamente ligado a la teoría persuasiva de la comunicación y consiste en ocultar información o proporcionar información falsa acerca de un aspecto del actor, lo cual beneficia a éste en perjuicio del receptor (Dawkins y Krebs, 1978; Mitchell y Thompson, 1986). La existencia de engaño plantea problemas teóricos cuando el actor no juega con ventaja en la carrera de armamentos ya que existe una selección sobre los reactores para detectar las señales engañosas. A menos que los reactores sufran algún tipo de limitación que les impida detectar el engaño, es imposible que éste evolucione porque los reactores serán seleccionados para no ser engañados (Johnstone y Grafen, 1993). Típicamente, cuando en una población en la que existe un tipo determinado de señal sincera surge un mutante engañoso con una mayor eficacia biológica, éste se expandirá rápidamente. Pero ello crea una presión sobre los reactores para desarrollar tácticas de evaluación de la señal, de forma que puedan detectar una señal engañosa (a la cual les es perjudicial responder) de otra sincera. A medida que las señales engañosas van siendo más frecuentes en la población, los reactores irán respondiendo cada vez menos a ellas, es decir que el valor comunicativo de la señal se va devaluando y, por tanto, cada vez es menor el beneficio que obtienen los actores mentirosos de emitir sus señales. En otras palabras, la selección que favorece la emisión de señales engañosas es dependiente de la frecuencia con que éstas aparecen en la población en relación a las señales sinceras (Dawkins y Krebs, 1978). El destino final de las señales engañosas podría ser uno de los dos siguientes (Wiley, 1983):

a) Si los reactores pueden elegir entre una serie de señales, cada una con una probabilidad diferente de resultar engañosa, el valor co-

municativo de la señal será tanto menor cuanto mayor sea el riesgo de engaño. Las señales más engañosas se irán devaluando y terminarán por ser abandonadas en favor de otras más sinceras, que a su vez serán reemplazadas por otras nuevas cuando su probabilidad de ser engañosas aumente. Esto quizá explica por qué los animales (p. ej., gaviotas) emplean una gran variedad de exhibiciones de amenaza aparentemente con la misma función (Andersson, 1980).

b) Si sólo existe un tipo posible de señal, la estrategia engañosa terminará por fijarse en la población. Cuando todas las señales sinceras hayan desaparecido, el engaño carece ya de sentido y la señal se mantendrá en la población como una convención, desligada ya por completo del carácter del reactor con el que inicialmente estaba relacionada. Por ejemplo, imaginemos que una especie de pájaros posee una señal de alarma que informa de la presencia cercana de un predador y que tiene el efecto de hacer que los individuos que la perciben abandonen lo que estén haciendo para correr a ocultarse. Si en este sistema sincero surge un mutante que emite las señales de alarma no cuando detecta al predador, sino cuando no consigue competir con éxito con otros pájaros por una fuente concentrada de alimento, ganará una ventaja y sus descendientes se expandirán por la población. Pero cuando todos los pájaros de la población empleen la táctica de mentir, el valor comunicativo de la alarma se habrá devaluado y la señal de alarma podría convertirse, por ejemplo, en una señal que indica que un individuo no consigue obtener alimento suficiente y está dispuesto a luchar por ello, es decir una amenaza. Este ejemplo no es en absoluto hipotético. Varias especies de aves emplean llamadas de alarma de forma engañosa como un medio de distraer a otros individuos con los que compiten por el alimento (Munn, 1986a, b) (fig. 12.12). Una forma de engaño que cabe esperar es la exageración de señales graduales. Supongamos que, en una especie de anfibio, las hembras eligen para aparearse a machos de edad avanzada y que detectan la edad en base al número de manchas blancas que tienen en la piel. Si, en promedio, la población de machos presenta una proporción de la piel manchada de blanco de digamos, un porcentaje x, todos los machos con una proporción x + i (i > 0) disfrutarán de un éxito reproductor mayor. Al cabo de cierto número de generaciones, y asumiendo que no existe costo alguno para los machos con un mayor número de manchas, la media poblacional habrá pasado a ser x + i, con lo que cualquier macho por encima de la media tendrá un éxito reproductivo mayor, y así sucesivamente. Al cabo del tiempo, todos los machos en la población serán completamente blancos como consecuencia de la selección direccional, o todo lo blancos que puedan ser si existe un costo por encima de cierto

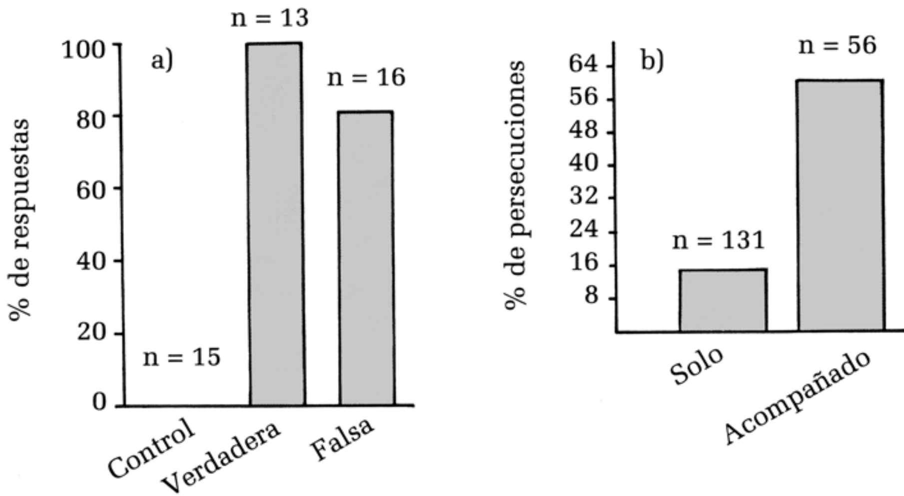


Figura 12.12.–Empleo de llamadas falsas de alarma durante las interacciones de competencia por el alimento por dos especies de aves tropicales que se alimentan en bandos mixtos. a) reacción positiva de otras especies del bando a la emisión por altavoz de llamadas de alarma falsa, verdadera y una llamada no de alarma (control) de *Thamnomanes schistogynus* (Munn, 1986b). b) porcentaje de episodios de persecución de una presa en los que *Lanio versicolor* emite llamadas falsas de alarma, dependiendo de si se encuentra solo o acompañado de otro individuo que también persigue al insecto (Munn, 1986a).

valor medio de blancura, superior al beneficio que confiere tener muchas manchas blancas (por ejemplo, los machos más blancos podrían ser más detectados por un predador). En otras palabras, una señal gradual que inicia un proceso de exageración termina por dejar de ser gradual y, o bien se devalúa o bien se convierte en una convención.

Lo que sugiere el razonamiento anterior es que el engaño no resulta evolutivamente estable, a menos que:

a) Los actores jueguen con ventaja en la carrera de armamentos frente a los reactores.
b) Las señales engañosas sean suficientemente raras en la población como para no constituir una presión selectiva intensa sobre los reactores.

Nótese que la condición b) es un caso particular de la condición a) y corresponde, en realidad, al «efecto del enemigo raro». En la carrera de armamentos entre actores y reactores, podemos considerar que existen costos y beneficios asociados tanto a la emisión de señales engañosas como a la evaluación del actor por parte del reactor a fin de detectar si la señal es engañosa o sincera. Cuando los costos de discriminar son altos para el receptor o los beneficios de engañar son altos para el actor o ambas cosas

a la vez, deberíamos esperar que las señales engañosas se mantuvieran como una estrategia evolutivamente estable en la población. Mientras no se den tales condiciones, las señales serán seleccionadas para ser sinceras (Wiley, 1983). Los elevados costos de discriminar entre señales verdaderas y falsas son probablemente la razón de que los pájaros puedan emplear llamadas engañosas de alarma para desplazar a competidores: el precio pagado por un error al confundir una señal falsa con otra verdadera puede ser la propia vida (Munn, 1986b).

Podemos entonces identificar varios mecanismos capaces de favorecer la evolución de señales sinceras (Wiley, 1983):

a) Selección por parentesco. Engañar a un pariente próximo resulta más costoso para el actor que engañar a un individuo no emparentado. Igualmente, resulta menos costoso para el reactor dejarse engañar en beneficio de un pariente próximo (en ambos casos, los costos son en términos de eficacia biológica inclusiva). Por tanto, aunque cabe esperar la existencia de conflicto entre individuos estrechamente emparentados (Trivers, 1974), la carrera de armamentos entre actores y reactores genéticamente próximos es una carrera débil y en muchos casos ambos se beneficiarán de interaccionar de forma mutualista.

b) Cooperación. En el caso de individuos no emparentados, la evolución de actos de tipo mutualista es posible cuando actor y reactor presentan una elevada probabilidad de interaccionar en el futuro y resuelven el «dilema del prisionero» cooperando siempre que el otro coopere igualmente (ver capítulo 13), estrategia que es evolutivamente estable (ESS) siempre que el beneficio de cooperar sea suficientemente alto. En el curso de la interacción consecutiva entre un actor que puede engañar o no y un reactor que puede confiar (aceptar cualquier señal como sincera) o desconfiar (no responder a la señal), el juego del dilema del prisionero puede resolverse de forma similar a como Axelrod y Hamilton (1981) lo desarrollaron en el caso general. En una población donde todos los reactores confían, engañar es una ESS. Cuando la probabilidad de interacción futura entre un actor y un reactor es elevada, también puede ser una ESS la estrategia «donde las dan las toman». Si el actor engaña, el reactor desconfiará en la siguiente interacción, con lo que el beneficio total para el actor mentiroso habrá disminuido al no obtener más respuestas del reactor (Wiley, 1983).

c) Señales que no pueden ser exageradas. El engaño no sólo perjudica a los reactores sino también a los actores sinceros, que se ven enfrentados a una población de receptores desconfiados, algunos de los cuales no responderán a sus señales sinceras. Por tanto, existe una presión selectiva tanto sobre los reactores como sobre los ac-

tores sinceros para emitir y responder a señales que no puedan ser explotadas por los mentirosos. Supongamos que el tamaño corporal supone una ventaja a la hora de ganar un combate. Los individuos de gran tamaño, que son explotados por los más pequeños, pueden desarrollar una señal que indique de forma fiable el tamaño. Por ejemplo, los animales pequeños carecen de un sistema respiratorio lo bastante grande como para producir sonidos intensos y graves, ya que la frecuencia del sonido depende del diámetro de la laringe. Davies y Halliday (1978) encontraron que, en efecto, la frecuencia de la voz era un carácter fiable que permitía evaluar el tamaño real de los machos de sapo *Bufo bufo* (fig. 12.13). Igualmente, los ciervos *Cervus elaphus* evalúan el potencial combativo de su oponente mediante duelos de bramidos en el que ambos contendientes van aumentando progresivamente el número de llamadas por unidad de tiempo, hasta que uno de ellos (el que brama con una tasa me-

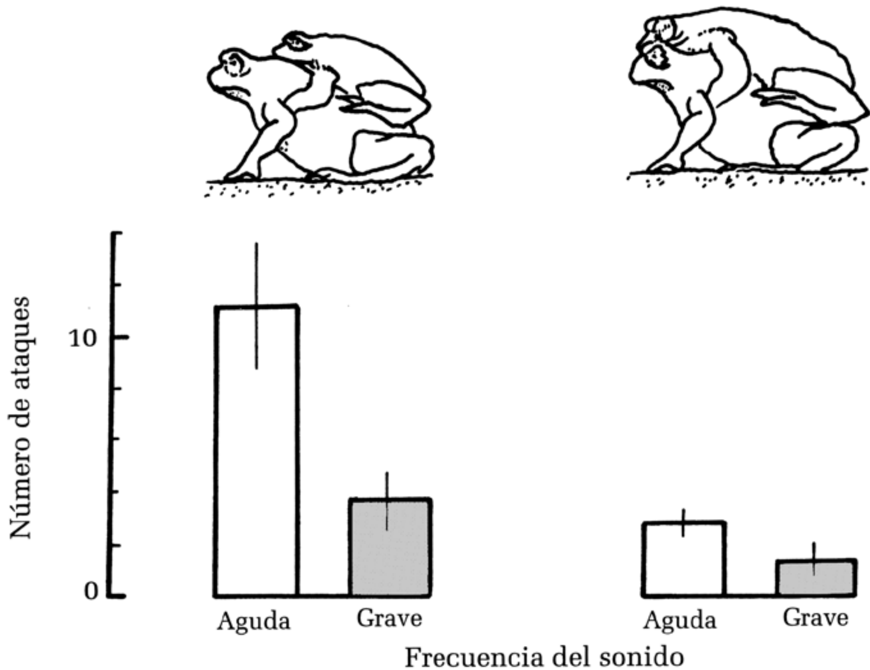


Figura 12.13.–Los machos de sapo común atacan a otros machos que se encuentran ya emparejados y éstos se defienden agarrando con fuerza a la hembra, dando golpes con las patas traseras y emitiendo llamadas. Los machos de mayor tamaño emiten llamadas más graves. La figura representa el número de ataques realizados por machos de mediano tamaño hacia machos emparejados más pequeños (izquierda) o mayores (derecha) a la vez que se emitían llamadas desde un altavoz. Las llamadas de frecuencia grave son más eficaces a la hora de disuadir al contrario pero no son el único carácter empleado en la evaluación ya que para cualquier frecuencia del sonido, los machos mayores son menos atacados (de Davies y Halliday, 1978).

nor) se retira. Dado que la capacidad para mantener una tasa de bramidos elevada depende de la capacidad muscular y respiratoria del macho, y éstas son decisivas a la hora de decidir el resultado de un combate, no permite la exageración y puede ser empleada como una señal fiable (Clutton-Brock y Albon, 1979). De igual forma, el plumaje de colores brillantes de muchas aves tropicales que sufren una elevada prevalencia de enfermedades causadas por parásitos y patógenos, puede haber sido seleccionado como un indicador fiable de la resistencia heredable a las infecciones (Hamilton y Zuk, 1982; ver capítulo 15).

d) Costos para el actor y el Principio del Hándicap. Ciertas señales pueden ser sinceras, indicando de forma fiable la calidad del actor, no porque existan impedimentos físicos que limiten su exageración sino porque su emisión supone un costo tan elevado que sólo los individuos de buena calidad se lo pueden permitir. La existencia del costo garantiza la sinceridad de la señal, es decir que los reactores son seleccionados para responder sólo a señales que impliquen un perjuicio a aquellos actores de baja calidad que intentasen engañar emitiendo señales falsas. Esto se conoce como el Principio del Hándicap (Zahavi, 1975, 1977b, 1982). El Principio del Hándicap suele ser malinterpretado. Lo que realmente importa no es el costo sufrido por los actores sinceros de alta calidad sino por los de baja calidad que intentan engañar. Si las mujeres se benefician de elegir como esposo a un hombre rico, pueden emplear señales tales como el despilfarro de dinero como un indicador de la riqueza del pretendiente. Un regalo de, digamos, mil pesetas apenas supone un esfuerzo para quien dispone de varios millones pero resulta costosísimo para quien sólo dispone de unos pocos miles (Zahavi, 1981).

En una carrera de armamentos en la que cabe esperar engaño, como por ejemplo entre machos y hembras, es posible que los reactores vayan devaluando todas las señales que puedan ser exageradas con un costo bajo y que el sistema comunicativo vaya siendo progresivamente ocupado por una mayoría de señales sinceras (Kodric-Brown y Brown, 1984). Bajo la perspectiva del Principio del Hándicap, fenómenos tales como el gasto energético desproporcionado del cortejo en el gallo de las artemisas, comienzan a tener sentido. La cuestión ahora es si todas, o una mayoría, de las señales emitidas por los machos son indicadores fiables de su calidad genética o pueden explicarse como señales convencionales que han evolucionado mediante explotación sensorial o a través de un proceso desenfrenado de selección sexual Fisheriana (ver capítulo 15) en el que la señal no indica la calidad del actor sino sólo su atractivo sexual. La golondrina común *Hirundo rustica* es una especie monógama en la que los machos presentan un adorno en la cola consistente en que las rectrices externas se

encuentran alargadas en forma de filamento, siendo un 16% mayores que las de las hembras. Møller (1988) realizó el experimento de cortar a un grupo de machos los extremos de las rectrices de forma que quedasen de una longitud similar a la de las hembras (cola corta). A un segundo grupo les alargó el adorno pegando al extremo de las rectrices externas un fragmento adicional de pluma (cola larga). Un tercer grupo (control) fue dejado sin manipular y a un cuarto grupo control les cortó y volvió a pegar sus propias plumas de forma que la longitud de la cola no variase. Møller encontró que las hembras preferían aparearse con los machos de cola más larga, con lo que éstos obtuvieron un éxito reproductor mayor (fig. 12.14). Este experimento sugiere que el adorno sexual de los machos puede seleccionarse como consecuencia de la elección por parte de las hembras. Pero Møller (1989) encontró además que, puesto que las golondrinas se alimentan de insectos voladores cuya captura requiere una gran capacidad de maniobra en el vuelo, las colas demasiado largas eran un estorbo y disminuían la eficiencia de alimentación. Además, el crecimiento de las plumas de las golondrinas se ve afectado por el estado de nutrición del animal. Cuando una pluma crece bajo condiciones de mal suministro de alimento, desarrolla una serie de bandas de debilitamiento por las que puede fracturarse. Antes de realizar su experimento, Møller comprobó que un 9,4% de los machos que, de forma natural, poseían colas cortas, presentaban bandas de debilitamiento. Los machos de cola más larga presentaban un porcentaje más bajo (1,3%) y los que presentaban colas de tamaño medio, una probabilidad también intermedia (2,1%). Sin embargo, más del 90% de los machos a los que se alargó experimentalmente la cola presentaban bandas de debilitamiento al año siguiente. La proporción en los restantes grupos experimentales era similar y no llegaba al 20% (Møller, 1989). Un macho en malas condiciones, por tanto, desarrolla plumas frágiles, por lo que el tamaño del filamento caudal dice mucho de la capacidad del macho para cazar: sólo si durante la época de muda se alimentó de forma adecuada puede llegar a la época de cortejo con una cola en buenas condiciones y, además, sólo si es un cazador eficiente puede mantener una cola con adornos suficientemente largos. ¿Es posible entonces que los diseños extravagantes de los machos de aves del paraíso indiquen algo a las hembras acerca de la salud, la eficacia alimenticia o cualquier otra cualidad de sus portadores? La cuestión de si los adornos sexuales son el resultado de una selección sexual puramente «Fisheriana» o bien son indicadores fiables de la calidad de los machos permanece todavía sin resolver.

Pero existen señales sinceras que, a primera vista, parecen implicar un costo mínimo, por lo que podrían ser fácilmente exageradas. El chíngolo de Harris *Zonotrichia quereula* es un pájaro americano que forma bandos numerosos en invierno en los que se establece una dura competencia por el alimento y los individuos dominantes, que suelen ser machos de edad avanzada, disfrutan de acceso preferente al alimento. Estos machos poseen

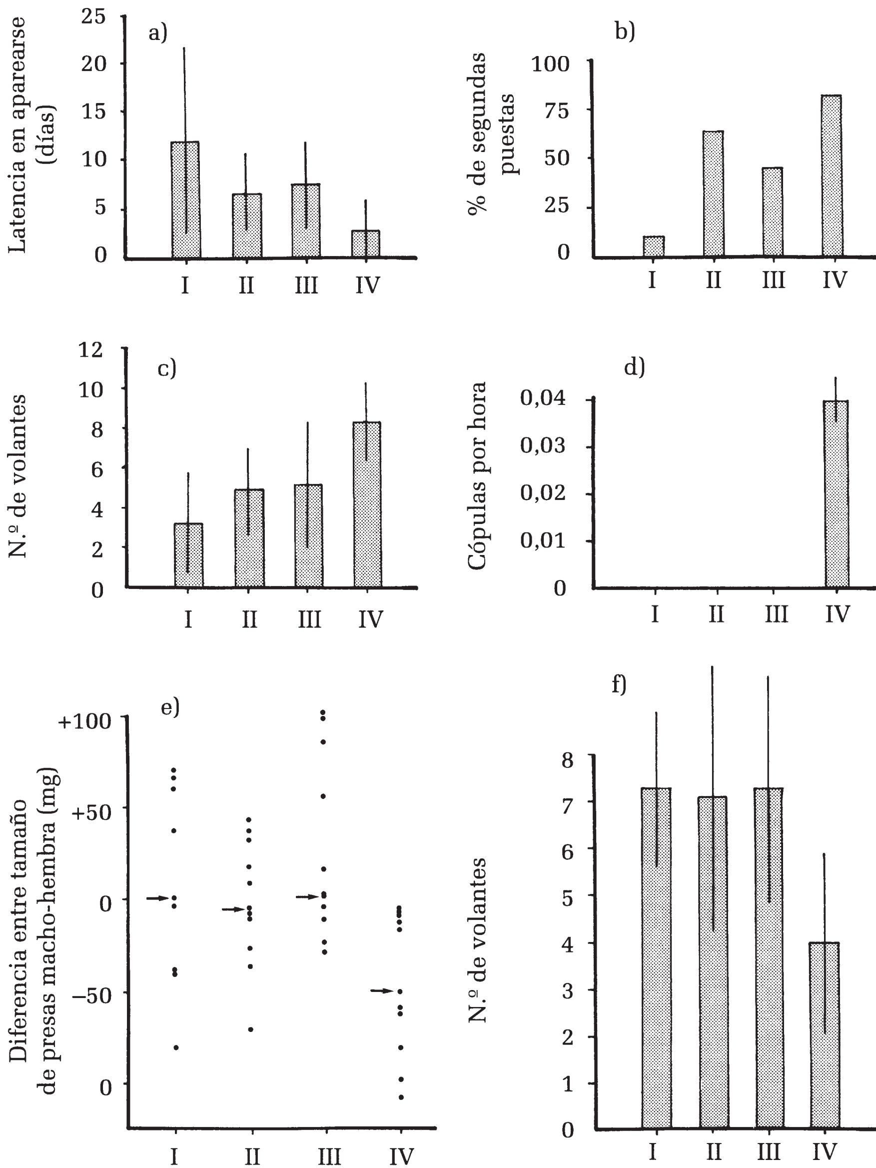


Figura 12.14.–Beneficios (a-d) y costos (e, f) de poseer una cola experimental larga en las golondrinas. Los grupos de machos son I (cola acortada), II (control con cola cortada y vuelta a pegar), III (control no manipulado) y IV (cola alargada). Durante el período reproductor inmediatamente posterior al experimento, los machos de cola más larga encontraron antes pareja (a), tuvieron una mayor probabilidad de iniciar una segunda puesta (b), produjeron más volantones (c) y realizaron un mayor número de cópulas con hembras diferentes de su pareja (d) (de Møller, 1988). Sin embargo, al año siguiente, los machos del grupo IV fueron menos eficientes que su pareja para capturar presas de gran tamaño (e) y, en conjunto, tuvieron un éxito reproductivo más bajo que los restantes machos (f) (de Møller, 1989). Las barras indican desviaciones típicas alrededor de la media. Las flechas indican modas.

una mancha oscura en el pecho y la garganta de mayor tamaño que las hembras y los machos jóvenes y, dentro de cualquier clase de edad y sexo, los individuos que poseen una mancha más extensa dominan sobre los que tienen manchas más pequeñas. Aparentemente, el costo de producir plumas oscuras es muy pequeño en relación con el beneficio que supone ser dominante ¿Qué es lo que impide a los chíngolos subordinados desarrollar grandes manchas y fingir ser dominantes? Rohwer (1977) simuló experimentalmente lo que ocurriría si algunos mutantes subordinados desarrollasen grandes manchas, es decir, la aparición de un engaño. Para ello, pintó el pecho de individuos subordinados con tinte para el cabello y observó que, efectivamente, después del tratamiento las aves tenían más éxito en sus enfrentamientos competitivos. Pero el número de encuentros agresivos en que se veían involucrados también aumentó de forma considerable y, en realidad, eran objeto de una continua persecución por parte de los verdaderos dominantes. Rohwer se dio cuenta de que los pájaros pintados no eran capaces de mantener el engaño porque a la hora de enfrentarse en serio a un dominante se comportaban como lo que realmente eran: subordinados con pocas probabilidades de ganar la pelea y a los que les hubiera ido mejor llevando una vida pacífica. Para verificar este punto, Rohwer y Rohwer (1978) inyectaron testosterona a los individuos pintados y, al comportarse realmente de una forma más agresiva, consiguieron mantener su posición social. Este ejemplo pone de manifiesto la importancia de la evaluación continua por parte de los reactores como un medio para garantizar y mantener el carácter sincero de las señales. Supongamos ahora que tenemos una especie de pájaro donde la potencia del canto refleja de una forma fiable el rango de dominancia de los machos y que las hembras eligen para aparearse a machos dominantes ¿Intentaría un macho engañar a las hembras cuando no existen en las cercanías otros machos capaces de evaluar si su canto es sincero? La respuesta es que sí y las pruebas de ello las obtuvieron West *et al.* (1981) en una especie que ya nos es familiar, el tordo parásito *M. ater.* Cuando un macho subordinado intentaba atraer hembras en presencia de otros machos cantaba con una potencia moderada. Pero cuando West y sus colaboradores retiraban a los dominantes, los machos subordinados elevaban su potencia de canto y fingían, así, poseer un rango más alto.

Pero volvamos al problema que nos llevó a los bandos de chíngolo. ¿Cuál es el costo que mantiene, de acuerdo con el Principio del Hándicap, la fiabilidad de la señal «garganta negra»? El costo es, obviamente, el riesgo que enfrenta un animal de verse involucrado en un combate serio con un individuo dominante. De ser esto así, podríamos predecir que, en una especie que presenta varias señales de amenaza, la efectividad de la señal (probabilidad de que el reactor abandone el combate) y su costo (probabilidad de que el actor se vea involucrado en una lucha física) deberían ir relacionados. Enquist *et al.* (1985) obtuvieron un resultado muy

similar a éste cuando analizaron los resultados de las exhibiciones de amenaza realizadas por los fulmares (*Fulmarus glacialis*) compitiendo por el alimento en la superficie del mar (fig. 12.15). Cuando las aves defendían un recurso más valioso, la probabilidad de emplear señales más eficaces y costosas, aumentaba. Esta variación en el tipo de señal de amenaza de acuerdo con el costo que el actor está dispuesto a correr nos ayuda a explicar por qué ciertas señales de amenaza que se utilizan en combates ritualizados son de tipo gradual. El gato que aparece en la figura 11 y que emplea una exhibición de amenaza de alta intensidad puede ser que posea una gran capacidad de lucha o que valore mucho el recurso por el que está dispuesto a luchar. La razón por la que otro gato debería considerar tal señal como sincera es que, al realizarla, el actor corre un riesgo elevado

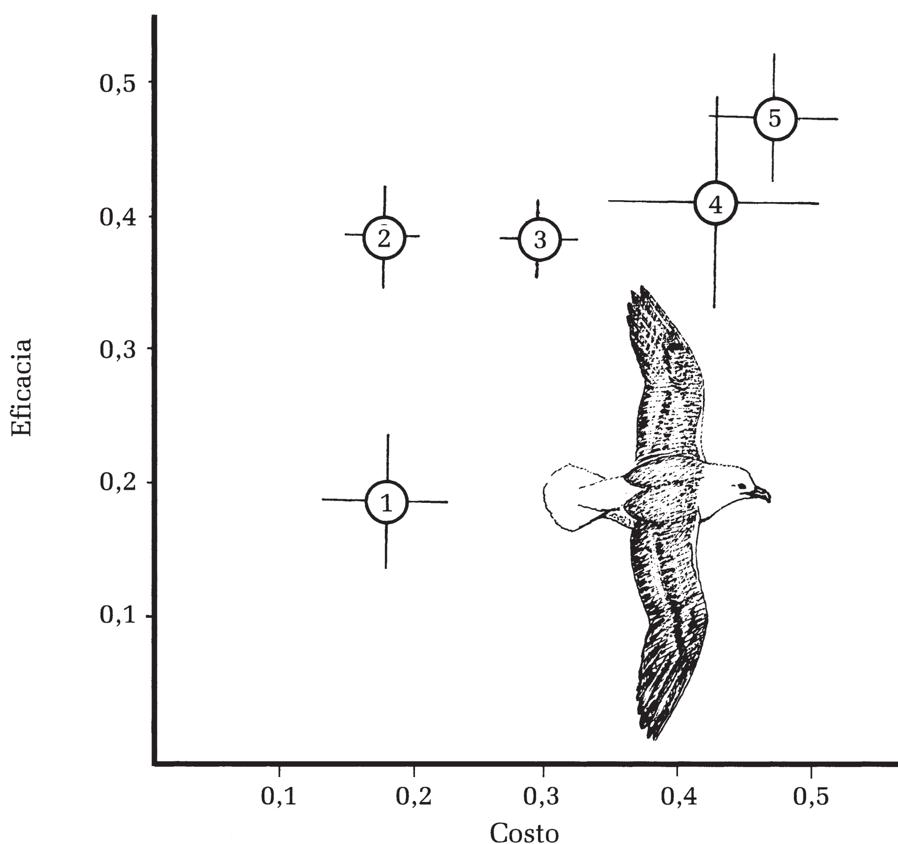


Figura 12.15.–Relación entre la eficacia (porcentaje de actos que consignen alejar al oponente) y el costo (porcentaje de actos que terminan en un combate físico) de cinco exhibiciones agresivas empleadas por los fulmares durante la competencia por el alimento. 1: elevar alas; 2: amerizar junto al oponente; 3: dirigirse directo al oponente sobre la superficie del mar; 4: igual que 3, pero cuando el oponente da la espalda; 5: amerizar encima del oponente. Las barras indican errores típicos (de Enquist *et al.,* 1985).

de verse involucrado en una lucha física. Ninguno de los dos gatos sabe cuánto de lejos está dispuesto el otro a llegar en una lucha física pero si A realiza la amenaza más intensa posible antes de pasar al combate y B quiere ir más lejos, la única opción posible para B es atacar realmente. Por el contrario, si A realiza una amenaza algo menos intensa, B puede ir algo más lejos sin necesidad de llegar todavía a la lucha física. Mediante las señales de amenaza graduales, los contendientes pueden ganar el acceso a un recurso con el mínimo costo posible, llevando a cabo una auténtica «puja» como si de una subasta se tratara: comenzar con una intensidad baja e ir escalando sólo si es necesario (Dawkins y Krebs 1978).

Terminamos este apartado retomando de nuevo el problema de la ritualización de las señales. De acuerdo con el Principio del Hándicap, muchos aspectos de la ritualización, tales como la repetición y la inclusión de diseños o posturas conspicuas, podrían servir para aumentar el costo de la señal. Zahavi (1979) también sugirió que la estereotipia proporciona un trasfondo uniforme sobre el que pueden destacar de forma más clara diferencias sutiles en la ejecución de la señal por parte de los actores, y que la repetición aumenta la redundancia de las señales. Estos dos aspectos podrían facilitar la evaluación por parte de los reactores. Por ejemplo, imaginemos que las hembras eligen a los machos por su capacidad atlética y en el momento del apareamiento visitan un gimnasio. Si cada macho realiza una exhibición diferente (por ejemplo, carrera de 100 m, salto de vallas, salto de altura y así sucesivamente), es más difícil decidir quién es el mejor que si todos los machos realizan una misma prueba, o varias pruebas de la misma forma (estereotipia). Igualmente, si sólo se realiza una prueba, es más difícil decidir quién es el mejor que si se realizan varias pruebas iguales (redundancia).

12.8. Señales zahavianas y señales convencionales: hacia una teoría para las señales biológicas

Como ya hemos visto, la aplicación de los principios adaptacionistas a la comunicación animal ha dado como resultado dos tradiciones o escuelas conflictivas, al menos en apariencia. Dawkins y Krebs (1978; Krebs y Dawkins, 1984) sostienen que los animales serán seleccionados para engañar y persuadir, mientras que Zahavi (1975, 1977b, 1981) concluye que las señales deben ser sinceras, de acuerdo con el Principio del Hándicap. Obviamente esta controversia afecta sólo a señales no cooperativas, es decir cuando el actor y el reactor poseen intereses diferentes acerca de la evaluación que el reactor hace de la señal. Este aparente conflicto ha sido en gran medida resuelto por A. Grafen (1990), quien mediante una serie de modelos matemáticos, ha terminado por reivindicar el Principio del Hándicap.

El modelo de señales biológicas desarrollado por Grafen (1990) incluye a un actor y un reactor que, por simplicidad, imaginaremos situados en el contexto concreto de machos (actores) que intentan persuadir a hembras (reactores) mediante señales de su elevada calidad a fin de que éstas los elijan para aparearse. Los elementos esenciales que definen el sistema de señalización son:

1. Los machos varían en cierta cualidad de interés para las hembras que llamaremos calidad verdadera, q (por ejemplo, su calidad como padre). Un macho no puede alterar su valor de q. Cuanto mayor es q, mejor para las hembras. Las hembras no pueden observar el valor de q directamente.
2. Los machos varían en cierta cualidad que las hembras sí pueden observar, y pueden variarla libremente. Llamaremos a esta cualidad nivel de señalización, a, y en realidad consiste en la intensidad de sus señales (por ejemplo, su tasa de exhibiciones). El parámetro a es, por tanto, una función de q, $A(q)$.
3. Las hembras usan el valor observado de a para inferir el valor de q. El valor de q percibido por la hembra lo denominaremos p. Por tanto, p es una función de a, $P(a)$. Cuanto mayor es p, mejor para los machos (a consecuencia de la respuesta de las hembras). Las hembras, en cambio, ganan más cuando $p = q$. Es decir, tanto si sobrevaloran como si infravaloran el nivel de q, las hembras obtienen menos éxito que si lo estiman correctamente.
4. La eficacia biológica de los machos es una función $w(a, p, q)$. Esta función debe cumplir que:

   a) w disminuye cuando a aumenta, es decir que señalizar es costoso.
   b) w aumenta cuando p aumenta, es decir que los machos que son percibidos como de mejor calidad tienen más éxito.
   c) La relación negativa entre w y a es más acusada para valores bajos de q. En otras palabras, señalizar es más costoso para los machos de calidad inferior.
   d) La relación positiva entre w y p es igual o mayor para valores altos de q que para valores bajos. En otras palabras, la ventaja ganada por un macho que es percibido como de alta calidad es tan grande o más para los machos de alta calidad real como para los machos de calidad real más baja.

Bajo estos supuestos, Grafen (1990) demuestra que existe una ESS que cumple las siguientes condiciones (esto es, la única estrategia que es evolutivamente estable es aquella tal que):

a) A aumenta cuando aumenta q, es decir que los machos de mayor calidad son seleccionados para señalizar más.
b) Las hembras infieren correctamente q a partir de a.

Nótese que estas dos condiciones son exactamente las que definen el Principio del Hándicap: las señales son sinceras, costosas y costosas de una forma directamente relacionada con la calidad que se revela. El efecto neto es que los machos de *q* mayor tienen una eficacia biológica más alta. Estos machos señalizan más, y por tanto incurren en más costos, pero estos costos se encuentran más que compensados por las consecuencias que tiene su comportamiento de exhibición a través de las preferencias de las hembras. En esta situación, la señal actúa como un estorbo (o hándicap). Todos los machos son seleccionados para incurrir en más costos de los necesarios, los machos mejores señalizan más y las hembras usan la intensidad de la señal como un indicador fiable de la calidad del macho. Sólo si la señal es costosa, y es más costosa para los machos de peor calidad, puede este sistema ser estable.

Veamos dos ejemplos de cómo puede aplicarse este modelo general a otros contextos comunicativos diferentes de la elección de pareja por parte de las hembras.

Un macho de ciervo que tiene un harén es desafiado por otro macho que no lo tiene. El que desafía debe elegir cuánto bramar (*a*) para advertir su fuerza, sus reservas energéticas o su capacidad de lucha (*q*). El propietario percibe ese valor de *q* como *p*, en base a su tasa de bramidos *a* (Clutton-Brock y Albon, 1979). Es razonable asumir que el que desafía tiene más éxito si tiene más reservas (*w* aumenta con *q*) *y si* es percibido por el propietario como un contrincante peligroso (*w* aumenta con *p*). Bramar, sin embargo, es energéticamente costoso (*w* disminuye con *a*) y seguramente es más costoso para machos con pocas reservas (la condición c) de antes). Por último, la ganancia experimentada por un macho al ser percibido como de mejor calidad es igual de alta, o más, para machos con muchas reservas que para machos con pocas reservas (condición d) de antes).

En una sabana africana, un grupo de licaones *Lycaon pictus* ha iniciado una cacería y se aproxima a una manada de gacelas de Thomson (*Gazella thomsoni*) para elegir una presa e iniciar su persecución. Una gacela los descubre e inicia una serie de saltos verticales en el aire que pueden ser de altura y duración variable (*a*) para comunicar a los licaones su habilidad atlética (*q*), de forma que los licaones elijan a otro individuo que ellos perciben como menos atlético (*p*) (FitzGibbon y Fanshawe, 1988). Si la gacela salta muy alto, o da saltos muy largos, reduce su velocidad de galope, por lo que saltar es costoso (*w* decrece con *a*). Cuanto más atlética creen los licaones que es la gacela, más fácil es que no la elijan (*w* aumenta con *p*). Es más peligroso saltar muy alto para un antílope poco atlético porque siempre hay una probabilidad finita de que los licaones lo persigan (condición c) de antes). Por último, lo que gana una gacela muy atlética al ser percibida como tal por los licaones es lo mismo, o más, de lo que ganaría una gacela menos atlética [condición d) de antes].

Nótese que todo lo anterior, referido al modelo de Grafen (1990), hace referencia a señales en las que los actores se beneficiarían de ser percibidos como más de lo que son en realidad (mejor pareja, mayor capacidad de lucha, mayor capacidad atlética). Existe otro contexto diferente donde los actores serían seleccionados para persuadir a los receptores de que su cualidad es menor de la que es en realidad. Este contexto es la necesidad (por ejemplo, de comida) ¿Son también estables las señales costosas y sinceras cuando el actor se beneficiaría de mostrar que su estado (por ejemplo, reservas energéticas) es menor de lo que es en realidad para que otro individuo le ofrezca un recurso? Es el caso, por ejemplo, de padres y crías que solicitan alimento, o entre miembros del mismo grupo social que comparten recursos mediante sistemas de intercambio recíproco, como ocurre en los vampiros de Sudamérica (capítulo 13).

La solución a este problema ha sido aportada por tres estudios teóricos (Godfray, 1991; Maynard Smith, 1991; Johnstone y Grafen, 1992a) que intentan resolver el llamado Juego de Sir Philip Sidney y sus conclusiones siguen manteniendo el Principio del Hándicap. Sir Philip Sidney, famoso soldado, estadista y poeta británico, resultó herido de muerte durante la batalla del asedio de Zutphen, en 1586. A pesar de sus heridas, consiguió escapar y alcanzar el campamento inglés, distante una o dos millas. Allí, sediento, pidió agua. Se le trajo una botella pero en el momento en que se disponía a beber, descubrió a un soldado gravemente herido. En lugar de beber, se la ofreció al soldado diciendo: «Vuestra necesidad es todavía mayor que la mía» (Maynard Smith, 1991). En el juego de Sir Philip Sidney participan dos jugadores, X e Y. Ambos corren riesgo de morir, y sus probabilidades de supervivencia son, respectivamente, x e y. X controla un recurso que puede elegir entre guardar para él o dar a Y. Si no se lo da, asegura su supervivencia y si se lo da, asegura la supervivencia de Y. Ambos están relacionados por un coeficiente de parentesco r. Ninguno de los dos jugadores puede estimar x e y directamente pero Y intenta convencer a X de que le de el recurso emitiendo una señal de magnitud variable. Una señal de magnitud dada es más costosa para Y cuando su probabilidad de supervivencia es mayor, ya que si y es alto, se beneficia poco de obtener el recurso. La conclusión de estos tres estudios es que para que X transfiera el recurso cuando a Y le beneficia más, las señales empleadas por Y deben ser sinceras y costosas. Cuanto menor es el parentesco entre X e Y, mayor es el costo que se requiere para mantener dicho sistema estable (Johnstone y Grafen, 1992a).

Las crías de urraca, por ejemplo, presentan una relación bastante estrecha entre su necesidad de alimento y la intensidad de su señal de solicitación (fig. 12.16), es decir que las exhibiciones de solicitación pueden servir como indicadores fiables del hambre para los padres. Estas señales sinceras son, sin embargo, costosas, ya que aparte de que posiblemente atraigan predadores al nido (Redondo y Castro, 1992a), implican un gasto

energético. De forma consistente con las predicciones del Principio del Hándicap, Redondo y Castro (1992b) observaron que el costo energético, medido como el número total de músculos que entran en funcionamiento para cada intensidad de petición, es mayor cuanto mayor es la necesidad de alimento de las crías.

Los ejemplos que se han citado hasta ahora ilustran también una de las ideas que aparecen implícita o explícitamente descritas en el modelo del Hándicap de A. Zahavi. Los machos de ciervo, para anunciar sus grandes reservas de energía, gastan energía. Las gacelas de Thomson, para anunciar su capacidad de huir de los licaones, emplean una señal que las hace más vulnerables, al reducir su velocidad. Las crías de urraca, para anunciar su déficit de energía, gastan energía. Esta idea es que el costo de una señal es una clave para entender su significado. En el modelo general de Grafen (1990), podríamos decir que los tres parámetros que definen la eficacia biológica del actor (*q, p, a*) son medidos en las mismas unidades. Una señal de gasto energético indica posesión (o necesidad) de energía.

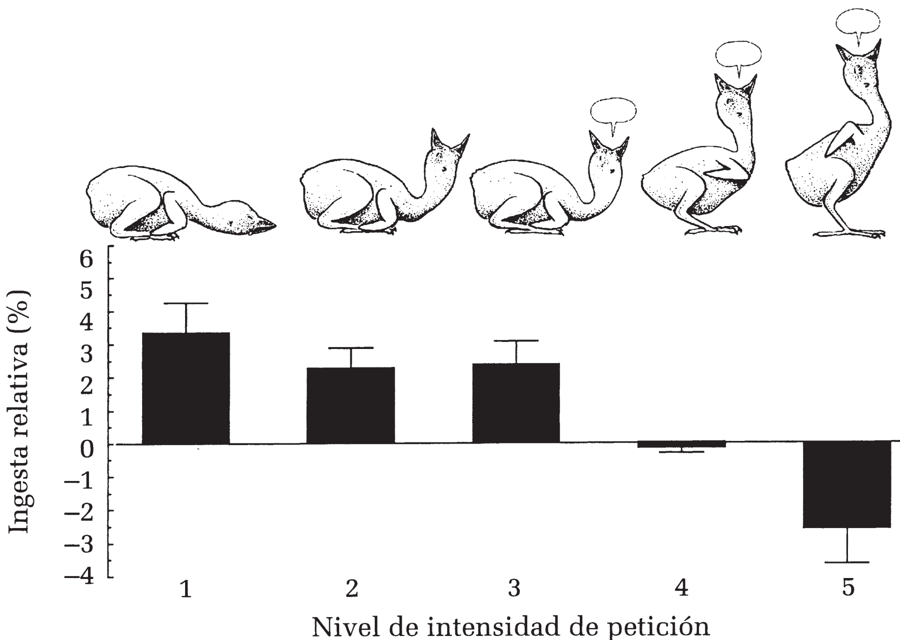


Figura 12.16.–La relación entre el nivel de intensidad de la señal de petición de alimento de crías de urraca y la motivación por hambre, medida como la ingesta de alimento (en % respecto de la masa corporal) durante el intervalo anterior de una hora. Las barras de error muestran errores típicos alrededor de la media. Los niveles de intensidad de la señal son: 1) no pide; 2) pide en silencio, recostado sobre el vientre; 3) pide emitiendo sonido, recostado sobre el vientre; 4) pide con sonido, extendiendo los tarsos; 5) igual que 4) pero además batiendo las alas. Nótese que la secuencia implica un número acumulativo creciente de músculos puestos en funcionamiento (de Redondo y Castro, 1992a).

Una señal que invita a la predación indica una elevada capacidad para huir o despistar al predador.

Tanto el modelo general de Grafen (1990) como el modelo basado en el juego de Sir Philip Sidney (Johnstone y Grafen, 1992a) asumen que las señales son detectadas y evaluadas por los reactores con total precisión. Sin embargo, este supuesto no es realista, ya que a menudo existirá un error que puede estar provocado por ruidos en el canal de transmisión o por la propia psicología de los receptores. Una señal no sólo debe ser un buen indicador, sino que debe ser fácilmente discriminable, recordable y atractiva a ojos de los reactores (Guilford y Dawkins, 1991). En un segundo estudio, Johnstone y Grafen (1992b) analizaron cómo afecta el error de percepción en los reactores al modelo general de señales biológicas. Una vez más, el Principio del Hándicap resultó victorioso. Tras incorporar diversas fuentes de error en la percepción, las señales en equilibrio resultaron sinceras, costosas y costosas de una forma directamente relacionada con la cualidad. Esto sólo requiere una condición: que el error se reduzca cuando la intensidad de señalización (el parámetro a de antes) es mayor. De esta forma, un macho de alta calidad (que señaliza con mucha intensidad) es más probable que sea percibido como que señaliza con gran intensidad y es más fácil que sea evaluado como de una gran calidad. En otras palabras, las exhibiciones más intensas deben ser también más conspicuas o redundantes, o más fácilmente percibidas por los reactores.

La existencia de error en la percepción abre la vía para la evolución de caracteres que no son señales propiamente dichas, sino accesorios que facilitan la detección o evaluación o aumentan la redundancia. Hasson (1989, 1991) ha tratado la evolución de «amplificadores» y «atenuadores»: caracteres que modifican la eficacia con la que los reactores pueden evaluar la verdadera calidad del actor. Por ejemplo, en muchas aves existen líneas de contorno en las plumas que delimitan de forma contrastada su borde. Estas líneas de contorno pueden amplificar variaciones en el grado de deterioro del plumaje, que a su vez puede ser utilizado por otras aves como una señal capaz de evaluar la condición física del portador. Otro diseño común a muchas aves son las bandas contrastadas a lo largo de la pluma (fig. 12.17). En todas las plumas de las aves existen líneas transversales de crecimiento que se aprecian como una alternancia de zonas claras y oscuras. Estas líneas se generan durante el crecimiento de la pluma y reflejan el ciclo metabólico diario, y están formadas por un plegamiento de la superficie y/o por variaciones en la concentración de cistina. Las líneas oscuras se depositan durante el día y las claras durante la noche. La regularidad en el patrón de ancho de las líneas refleja, por tanto, una regularidad en el crecimiento provocada por una regularidad en la ingesta de alimento, por lo que la regularidad del patrón de las líneas puede ser utilizada para evaluar la condición física del portador durante su última muda. En muchas aves, como en el arrendajo de la figura 12.17, el diseño

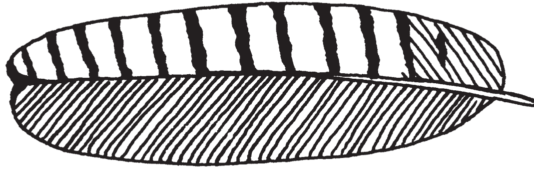


Figura 12.17.–Pluma cobertora mayor de un arrendajo adulto *Garrulus glandarius* mostrando un patrón de coloración asimétrico. La parte izquierda de la pluma, menos visible, carece de bandas contrastadas pero un examen detallado permite apreciar el patrón repetitivo de líneas de crecimiento. Este patrón se encuentra amplificado en el margen derecho visible de la pluma mediante bandas claras y oscuras (de Hasson, 1991).

de líneas transversales se encuentra amplificado mediante bandas contrastadas que permiten una evaluación más eficaz del patrón de crecimiento (Hasson, 1991). En muchos animales, el tamaño corporal es utilizado como un indicador de calidad (p. ej., de la calidad del crecimiento, de la cantidad de reservas energéticas o de su capacidad para luchar o defender las crías frente a un predador). En este caso, las líneas contrastadas a lo largo o ancho del cuerpo, o un patrón de coloración que aumenta el contraste del cuerpo frente al ambiente de fondo, pueden funcionar como amplificadores de las diferencias en tamaño corporal (Zahavi, 1978).

Todo lo que se ha dicho en este apartado se refiere a señales que podríamos llamar zahavianas. Son señales en promedio fiables, sinceras y costosas de acuerdo con el Principio del Hándicap de A. Zahavi. Una señal zahaviana muestra una relación necesaria y fiable con alguna cualidad del actor y proporciona al reactor una estima suficiente y adecuada de dicha cualidad. En oposición a estas señales zahavianas, se encuentran las señales llamadas convencionales. Las señales convencionales no son indicadores fiables de una cualidad del actor y se encuentran, por tanto, abiertas a la posibilidad de engaño. Por ejemplo, la potencia de canto de los machos de *M. ater,* o las manchas oscuras del chíngolo de Harris son señales convencionales de posición social, tal como vimos en un apartado anterior.

Dawkins y Guilford (1991) han analizado una presión selectiva que puede favorecer el uso de señales convencionales, en lugar de señales zahavianas fiables: el costo que puede suponer para los reactores evaluar señales fiables y costosas. Cuando el costo de evaluar o responder a señales sinceras no compensa la cantidad de información extraída, tanto los actores como los reactores se beneficiarán de emplear señales convencionales más baratas. Estos costos pueden ser de varios tipos. Por ejemplo, para evaluar la posición jerárquica de otro individuo, en base a su capacidad de lucha, un reactor no tiene otro remedio que entablar un combate, lo cual puede resultar potencialmente muy costoso para ambos. O bien la evaluación implica un intercambio creciente de señales costosas, como los duelos de bramidos en los ciervos. Las hembras también pierden tiempo en evaluar las exhibiciones de los machos. En el gallo de las artemisas,

el tiempo de evaluación de las hembras dura, en realidad, varios días (Vehrecamp *et al.*, 1989). A estos costos en términos de tiempo hay que sumar el tiempo y la energía empleados en visitar varios leks de machos, o el mayor riesgo de predación en que incurren al aproximarse a machos vistosos que realizan exhibiciones conspicuas en lugares fijos.

La razón por la que en estos casos los animales deberían emplear señales convencionales más baratas en lugar de señales costosas sinceras es la misma por la que no siempre resulta rentable luchar abiertamente por un recurso. Cuando el costo de luchar es elevado, la lucha abierta puede reemplazarse por señales convencionales de amenaza (Maynard Smith, 1982). Si la capacidad de lucha es estable a lo largo del tiempo y los individuos se conocen entre sí, el costo de evaluar continuamente mediante combates abiertos la capacidad física de los oponentes es muy alto para la información que se extrae. Por tanto, en grupos estables donde la capacidad de lucha no cambia de forma rápida (p. ej., los bandos de chíngolo de Harris), se pueden seleccionar señales convencionales baratas como manchas en el plumaje. Esto no es válido para los machos de ciervo durante el celo, ya que debido al enorme gasto energético y al poco tiempo que dedican a alimentarse, la capacidad física de los machos sufre cambios importantes en un plazo de tiempo breve. Otros contextos donde se pueden seleccionar señales convencionales son los que implican un reconocimiento de categoría (por ejemplo, la identidad individual, o la pertenencia a un sexo o una especie determinada). Al igual que en el caso anterior, estas cualidades no varían en el tiempo (Dawkins y Guilford, 1991).

12.9. Sinceridad «en promedio»: verdades sólo a medias

Todos los modelos anteriormente citados asumen que los actores difieren sólo en su calidad q y que todos ellos emplean la misma estrategia de señalización (es decir, el valor de a que es evolutivamente estable e idéntico para todos los actores de calidad q). Bajo este supuesto, los modelos parecen descartar por completo la existencia de engaño, como ya vimos: los reactores podrían asegurar la sinceridad del sistema comunicativo prestando atención única y exclusivamente a señales costosas que sólo los actores de alta calidad pueden permitirse producir. A menos que los reactores se encuentren seriamente limitados para evaluar las señales por culpa de presiones selectivas conflictivas, el engaño sería sólo un fenómeno inestable de duración limitada. Este escenario es poco realista. En primer lugar, predice una situación ideal donde las señales son perfecta e invariablemente sinceras y esto no es cierto. Parte de la variación existente entre calidad y nivel de señalización observada en estudios empíricos no es debida a errores de estima por parte del investigador sino que refleja un hecho: la relación entre q y a no es perfecta, ni constante a lo largo del tiempo, ni igual para todos los individuos. En segundo lugar, existen

ejemplos flagrantes de engaño en sistemas comunicativos aparentemente zahavianos (p. ej., el críalo que emite más del doble de llamadas de solicitación que la urraca para un grado de hambre similar), lo que prueba que los modelos teóricos son sólo aproximaciones limitadas al mundo real. De ser cierta, la teoría de Zahavi debería ser capaz de predecir la existencia de engaño, lo que parece una paradoja.

Al contrario de lo que asumen los modelos teóricos, los actores no difieren sólo en su calidad q, sino en cientos de otras cualidades, muchas de las cuales resultan relevantes a la hora de interaccionar con un reactor. Por ejemplo, los actores difieren en su grado de parentesco con el reactor, en los costos que sufren para un nivel de señalización concreto y en los posibles beneficios que pueden obtener de una respuesta dada del reactor. Como consecuencia, diferentes actores emplearán diferentes estrategias de señalización. Para un mismo grado de calidad, cabe esperar señales más intensas en aquéllos actores que estén menos emparentados con el reactor, o que sufran menos costos, o que obtengan mayores beneficios. Esta variación supone una fuente de «ruido»+ para el sistema comunicativo similar a los efectos del error de percepción en los reactores (Johnstone y Grafen, 1992b), en el sentido de que los reactores no pueden determinar cuál estrategia de señalización está empleando un actor en particular (Johnstone y Grafen, 1993). Como consecuencia, en el equilibrio las señales serán sinceras, pero sólo en promedio. En todas y cada una de las situaciones particulares en que un actor determinado emite una señal, ésta será perfectamente sincera de acuerdo con la estrategia de señalización empleada pero, en su conjunto, el sistema comunicativo sólo será sincero «en promedio» (Johnstone y Grafen, 1993). En el equilibrio, existirán múltiples estrategias de señalización y el sistema comunicativo no será, por necesidad, perfectamente sincero. Una señal de alta intensidad puede reflejar una alta calidad del actor, o un actor de menor calidad para quien resulta más barato (y/o más beneficioso) emitir. Por ejemplo, el costo energético de una señal acústica como el canto depende de un número enorme de factores: la hora del día, las reservas energéticas del ave, su eficacia alimenticia, la posibilidad de atraer predadores (que puede variar de un lugar a otro), la necesidad de emplear su tiempo en otras actividades, etc. La calidad en la que están interesados los reactores es sólo uno de entre todos estos factores. Diferentes machos, o el mismo macho en diferentes situaciones, emplearán estrategias de señalización distintas. Desde el punto de vista de los reactores, existirá un grado de incertidumbre acerca de la calidad del actor porque, a menos que sean capaces de evaluar todos los factores que afectan a la intensidad de la señal (lo cual es improbable, por no decir imposible), no podrán determinar cuál estrategia de señalización está empleando el actor. La conexión entre calidad del actor e intensidad de la señal no será nunca perfecta y el resultado inevitable es el engaño (Johnstone y Grafen, 1993).

Un sistema comunicativo mayoritariamente sincero «en promedio» contiene múltiples estrategias de señalización en el equilibrio. Algunas de estas estrategias serán consistentemente malinterpretadas por los reactores en beneficio del actor que las adopta, es decir serán estrategias engañosas. Una estrategia engañosa puede representar a una categoría diferenciada de actores que la emplean de forma consistente, o bien una condición que puede ser adoptada por cualquier actor de forma transitoria. Un sistema parcialmente sincero de este tipo puede mantenerse como una ESS bajo las siguientes condiciones:

1. La mayor parte de las estrategias de señalización son sinceras, ya que emitir señales es costoso.
2. Algunas de estas estrategias implican un costo neto menor (bien porque actor y reactor están menos emparentados, o las señales resultan más baratas, o más beneficiosas). Estas estrategias permiten un nivel de señalización más alto para un mismo grado de calidad del actor y son, por tanto, engañosas.
3. Las estrategias engañosas suponen una proporción del número total de estrategias. Un sistema parcialmente sincero sólo puede ser estable si dicha proporción se mantiene por debajo de un determinado nivel. La máxima frecuencia de estrategias engañosas que se requiere para garantizar la estabilidad del sistema depende del costo que supone para el reactor responder al engaño. Cuanto mayor es dicho costo, menor es la proporción de estrategias engañosas que puede tolerar el sistema (Johnstone y Grafen, 1993).

Los sistemas comunicativos integrados por señales convencionales están asimismo expuestos al engaño. Un ejemplo clásico es el mimetismo Batesiano, donde determinadas especies imitan las señales de advertencia de otras especies tóxicas. Sin embargo, como ya vimos anteriormente, la persistencia de engaño requiere que exista una ventaja dependiente de la frecuencia, de forma que los actores sinceros se encuentren en mayoría. Los beneficios de una evaluación costosa son bajos cuando la mayor parte de la población está integrada por actores sinceros. Pero a medida que la frecuencia de actores mentirosos aumenta, los beneficios de una evaluación costosa también aumentan, con lo que las señales convencionales falsas pueden ser desenmascaradas.

12.10. Resumen

La comunicación animal es un proceso más complejo que el mero intercambio cooperativo de información. Cuando actores y reactores poseen diferentes intereses acerca de la evaluación que el reactor hace de las señales emitidas por el actor para estimar una cualidad de éste, la

evolución de las señales puede iniciar un proceso evolutivo inestable en forma de carrera de armamentos. Este proceso puede, sin embargo, alcanzar un estado de equilibrio estable en el que el sistema comunicativo está integrado por una mayoría de señales sinceras. Tales señales deben ser costosas, y costosas de una forma directamente relacionada con la cualidad que se revela, para garantizar la estabilidad del sistema (Principio del Hándicap de A. Zahavi). Por el contrario, cuando la cualidad que se revela permanece estable en el tiempo, y/o cuando el costo de evaluación es alto en relación a la cantidad de información que se extrae, se pueden seleccionar señales convencionales, o múltiples señales zahavianas sinceras «en promedio», más baratas y menos fiables. Un sistema comunicativo integrado por señales convencionales permite el engaño. La proporción de señales engañosas es dependiente de la frecuencia y de los costos y beneficios de la evaluación por parte de los reactores.

Capítulo 13

Evolución de los comportamientos altruistas y cooperativos

SEBASTIÁN J. HIDALGO DE TRUCIOS

13.1. Darwin: preguntas sin resolver

A partir del momento de la publicación de la obra de Darwin *El origen de las especies* en 1859, se produce una revolución en el mundo científico, cuyas repercusiones alcanzan a nuestros días. Dos fueron sus principales aportaciones: crear una duda razonable acerca de la existencia de un proceso evolutivo sobre la tierra hasta entonces impensable y describir el mecanismo o agente promotor de los cambios e impulsor de dicho proceso evolutivo que Darwin denominó selección natural.

La selección natural es el concepto básico dentro de la teoría de Darwin que implica la supervivencia del más apto, es decir su posibilidad de una mayor contribución a la siguiente generación en términos de número de descendientes.

La selección natural entraña, por tanto, que los individuos se comportan en su propio interés, o expresado de otra forma que sean egoístas. Sin embargo resulta evidente que los animales no se comportan de forma egoísta todo el tiempo. Al menos en apariencia, una de las muestras más evidente de que los individuos ayudan a otros es, desde luego, el cuidado parental (p. ej., padres dando de comer a sus hijos), pero dado que la selección natural favorece que los individuos maximicen su contribución génica a futuras generaciones y los hijos son portadores de copias de genes de sus padres, el cuidado parental se puede considerar genotípicamente egoísta. Sin embargo, existen una gran cantidad de ejemplos en los que los individuos aparentemente se ayudan. Así, en muchas especies depredadoras (lobo, león, etc.) existe una cooperación entre los individuos de un grupo para la captura de la presa; en innumerables especies de aves y mamíferos los individuos realizan sonidos de alarma frente a la presencia de un predador, aun a riesgo de su propia vida; o bien los casos de algunos

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 299-339. 1994.

individuos que ayudan a otros a sacar adelante una descendencia que no es la propia; etcétera.

¿Cómo se podría explicar la evolución de estos comportamientos altruistas y cooperativos en términos de ventajas para los individuos? Realmente, estos comportamientos cooperativos no despertaron un interés especial incluso hasta cien años después de la publicación de la obra de Darwin, y simplemente se pensó que eran «buenos para las especies» y en consecuencia adaptativos.

El caso más extremo, que por comparación relega el problema de la cooperación y altruismo de vertebrados al calificativo de insignificante, corresponde a los insectos sociales. En estos insectos (unas 12.000 especies, cifra nada despreciable y equiparable a la de especies conocidas de aves y mamíferos) el autosacrificio llega hasta el punto de que algunos individuos son completamente estériles, es decir, nunca se reproducen y, por contra, viven dedicados a cuidar descendientes de otros.

Darwin se percató de ello y comprendió la aparente contradicción existente en el hecho de que la selección natural, que favorece una contribución genética máxima a futuras generaciones, pueda conducir al desarrollo de individuos totalmente estériles que nunca se reproducirán. No obstante, no pudo resolver esta cuestión principalmente debido a su laguna en el conocimiento de las leyes de la herencia.

Estos problemas y preguntas sin resolver sorprendentemente han permanecido algo más de un siglo sin respuesta y enterrados en el olvido. Fue a comienzo de la década de los sesenta, cuando el mundo científico comenzó a valorar en su importancia real lo que Darwin había escrito de que en la evolución existe un conflicto de intereses entre los individuos al competir entre sí. A partir de este momento y durante las tres últimas décadas se ha establecido un profundo debate y han aparecido diversas respuestas a estos planteamientos, si bien la polémica continua.

13.2. Inicio del debate: selección de grupo de Wynne-Edwards

Hasta hace pocos años mucha gente pensaba que los animales actuaban en función del bien de las especies (también llamado bien del grupo). De hecho es aún frecuente leer afirmaciones tales como: «los animales no luchan a muerte porque ello sería negativo para la supervivencia de la especie», o esta otra recogida de un popular libro de texto de Biología de C.O.U: «… la defensa y cuidado de los descendientes es un tipo de comportamiento que representa indudables ventajas para la supervivencia de la especie».

Pues bien, esta idea de que los animales actúan por el bien del grupo o de las especies, fue impulsada principalmente por V. C. Wynne-Edwards. El desarrolló la primera visión coherente del comportamiento social basada en la selección de grupo, a través de un extenso y documentado libro publicado en 1962 que revisaba cientos de especies, volviendo a reafirmarse en su idea en una nueva obra mucho más reciente (1986).

Su idea parte del siguiente razonamiento: si los individuos practican el «egoísmo reproductivo» (consecuencia de la selección natural descrita por Darwin), y debido a ello, una población explota en exceso sus fuentes de recursos, acabará extinguiéndose. En evitación de ello piensa que se han producido adaptaciones para asegurar que una especie o grupo regule su tasa de consumo.

Argumenta que hay un proceso de selección de grupo actuando dentro de cada especie en el que los grupos formados por individuos egoístas se eliminarían al explotar en exceso los recursos alimenticios presentes en el medio. Por el contrario aquellos grupos constituidos por individuos que restringen su tasa de natalidad, al no sobrepasar la capacidad de carga del medio, sobrevivirían. Dicho de otra forma, este mecanismo parte de la base de que la selección natural actuaría más intensamente a nivel de grupos que sobre la propia reproducción diferencial de los individuos. De esta forma, al existir un proceso de supervivencia diferencial de grupos, el comportamiento habría evolucionado hacia aquello que actúa por el bien del grupo.

De acuerdo con lo anterior, Wynne-Edwards plantea que los individuos utilizan diversos métodos como reducir el número de descendientes por cada intento reproductivo, no reproducirse todos los años, retrasar el inicio del proceso reproductor, etc., para controlar su natalidad evitando así que la población se dispare.

En definitiva, la selección de grupo es el mecanismo propuesto por Wynne-Edwards para explicar la evolución de aquellos comportamientos que parecen ser desventajosos para el individuo pero beneficiosos para una unidad social mayor.

Según Trivers (1985) la importancia de esta teoría radica en que si se demostrase cierta, casi todo lo relativo al comportamiento animal podría ser enfocado como resultado de la actuación de la selección de grupo, pero si, por el contrario, se demostrase falsa, entonces por extensión, muchos otros argumentos del bien de las especies y la selección de grupo serían falsos.

Para David P. Barash (1982) el atractivo de esta propuesta de Wynne-Edwards, desde una perspectiva antropocéntrica, ha radicado en lo obviamente deseable que resultaría para las sociedades humanas hacer esto, es decir, controlar sus propias poblaciones. Sin embargo, como veremos,

existen graves objeciones teóricas y empíricas, suficientes para descartar hoy en día que esta sea la principal fuerza que opera en las poblaciones animales en general.

13.3. Argumentos en contra de la selección de grupo

Posiblemente el mayor valor de la obra de Wynne-Edwards ha sido el de desatar una gran controversia, ya que como afirma Trivers (1985), si este libro no hubiera sido publicado, posiblemente, aún hoy, pensaríamos en términos de bien de las especies. Paradójicamente la gran avalancha de trabajos que desencadenó la aparición de esta obra ha contribuido a que la selección de grupo esté descartada hoy como fuerza principal de la evolución social.

Los argumentos en contra de la selección de grupo se pueden encuadrar en dos tipos:

a) Objeciones teóricas

Como consecuencia del desarrollo informático, y en un esfuerzo para describir bajo qué condiciones podía ocurrir la selección de grupo, en la década de los setenta se desarrollaron modelos de simulación (Levin, 1970; Boorman y Levitt, 1972, 1973; Gadgil, 1975; Matessi y Jayakar, 1976, entre otros). Los resultados obtenidos no mostraron coherencia con las premisas iniciales, pero sirvieron para poner de manifiesto al menos tres condiciones que han de darse para que la selección de grupo pueda funcionar:

1. La tasa de extinción de grupos ha de ser equiparable (igual o superior) a la esperada si actúa la selección natural sobre los individuos.
2. La frecuencia de genes altruistas tendría que contribuir drásticamente al éxito reproductivo diferencial de los grupos, y en consecuencia el tamaño de la población deber ser lo suficientemente pequeño.
3. Se requiere que exista muy poco intercambio genético entre grupos (escasa migración).

Dado que en la práctica, la primera condición, que es quizás la más restrictiva, no se suele cumplir ya que la tasa de extinción de grupos es casi siempre más lenta que la de individuos, la selección individual será más poderosa y, por contra, la selección de grupo parece revelarse como una fuerza débil que sólo actuaría bajo unas condiciones muy restrictivas.

Krebs y Davies (1987) dentro de esta línea de objeciones teóricas proporcionan un claro ejemplo ilustrativo. Una especie de ave pone 2 huevos por pareja y no existe sobre-explotación de los recursos alimenticios. Supóngase que la tendencia a poner 2 huevos es heredable. Si aparece

un mutante que pone 6 huevos, dado que hay suficientes recursos, podrá sacar adelante sus pollos que sobrevivirán y el genotipo de 6 huevos se extenderá rápidamente, haciéndose el más común. ¿Podrá ser reemplazado este genotipo por el de aves que pongan 7 huevos? Sí, en la medida en que los individuos que ponen más huevos produzcan un mayor número de descendientes que sobreviva. Llegará un punto donde la nidada sea tan grande que los padres no podrán ser tan eficientes en su alimentación como en otras más reducidas. El tamaño de puesta óptimo, que deberíamos encontrar en la naturaleza, será aquel para el que resulten mayor cantidad de jóvenes supervivientes, ya que la selección natural favorecerá a aquellos individuos más exitosos. Un sistema de control voluntario de la natalidad por el bien del grupo, no evolucionaría porque es inestable: no hay nada que frene a los individuos que actúen en su propio interés.

Esto fue postulado por Maynard Smith (1976) que sentenció que la idea del bien de las especies o de los grupos no explica la estabilidad evolutiva de un carácter altruista, ya que nada podría impedir a un mutante egoísta aprovecharse del sistema altruista e invadir rápidamente la población.

b) Estudios empíricos

Una serie de estudios de campo, entre los que destaca el trabajo exhaustivo a largo plazo (¡40 años!) dirigido por David Lack sobre el carbonero (*Parus major*) en Inglaterra, han aportado diversos tipos de evidencias (Perrins, 1965; Lack, 1966) que apoyan los argumentos teóricos contra la teoría de Wynne-Edwards.

Tomaremos como ejemplo los estudios de Lack y colaboradores, que presentan la evidencia de que los individuos no restringen su tasa de natalidad por el bien del grupo, sino que de hecho se reproducen tanto como pueden en la medida en que maximizan su éxito.

Estos trabajos demuestran que la capacidad de incubación no parece una fuerza limitante para el tamaño de la nidada, ya que cuando experimentalmente se añaden huevos, la pareja puede continuar incubándolos con éxito. El auténtico límite lo constituye la disponibilidad de recursos para cada pollo, o dicho de otra forma la capacidad limitada que poseen los padres para cebar. Dado que un mayor tamaño de la nidada afecta negativamente al peso de los pollos (fig. 13.1a) y que existe una correlación directa entre peso del pollo y su supervivencia (fig. 13.1b), tener muchos pollos mal alimentados es menos adaptativo que tener los justos de forma que todos estén bien alimentados. Así, desde el punto de vista del individuo egoísta, el tamaño óptimo de nidada debe ser aquel que maximiza su número de descendientes supervivientes.

La existencia de este óptimo se ha podido constatar experimentalmente modificando el tamaño de las nidadas (número de pollos), pero se ha comprobado que el óptimo en condiciones naturales siendo similar al

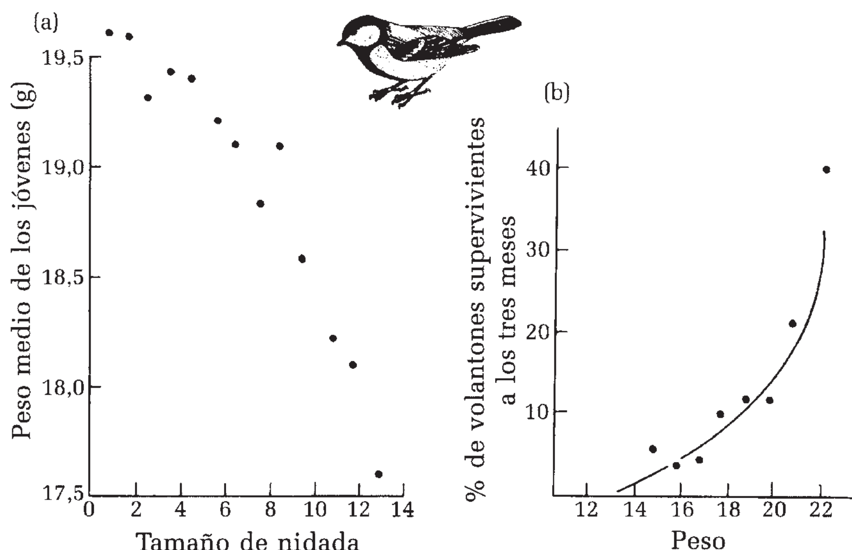


Figura 13.1.–*a*) Los pollos volantones de Carbonero pesan menos cuanto mayor es el tamaño de la nidada debido a las limitaciones en la capacidad de ceba de los padres. *b*) El peso de los pollos al abandonar el nido es determinante de la capacidad de supervivencia los volantones (Perrins, 1965).

óptimo predicho, era siempre ligeramente más bajo. En otra especie de párido como el herrerillo (*Parus caeruleus*) se han realizado experimentos de adición de pollos a la nidada normal, demostrándose que el esfuerzo de sacar adelante nidadas mayores reduce la probabilidad de supervivencia de los padres para poder reproducirse otro año (Nur, 1984 a, b). En consecuencia y generalizando, el tamaño óptimo de puesta que maximiza el éxito reproductivo de toda la vida es, debido a este coste añadido de mortalidad del adulto, ligeramente menor que aquel que maximiza el éxito por tentativa reproductora (fig. 13.2).

De nuevo otro trabajo experimental, el de Goran Hogstedt (1980) con urracas (*Pica pica*), sirvió para probar que aquellos individuos que producían un tamaño de puesta grande tenían más éxito criando nidadas grandes (además similares en número al tamaño observado en condiciones naturales), mientras que los que ponían puestas pequeñas, sacaron adelante mejor nidadas pequeñas (fig. 13.3). Dicho de otra forma, que cada pareja cría un tamaño de nidada apropiado para su capacidad.

La conclusión que se extrae de estos y otros estudios es que el tamaño de puesta óptimo, lo es desde el punto de vista egoísta del individuo, en contra de lo expuesto por Wynne-Edwards. Por supuesto para unos mismos individuos, pueden existir pequeñas variaciones anuales en este tamaño dependiendo de la disponibilidad de alimento. Pero son variaciones en relación con su propio óptimo egoísta, no por el bien del grupo.

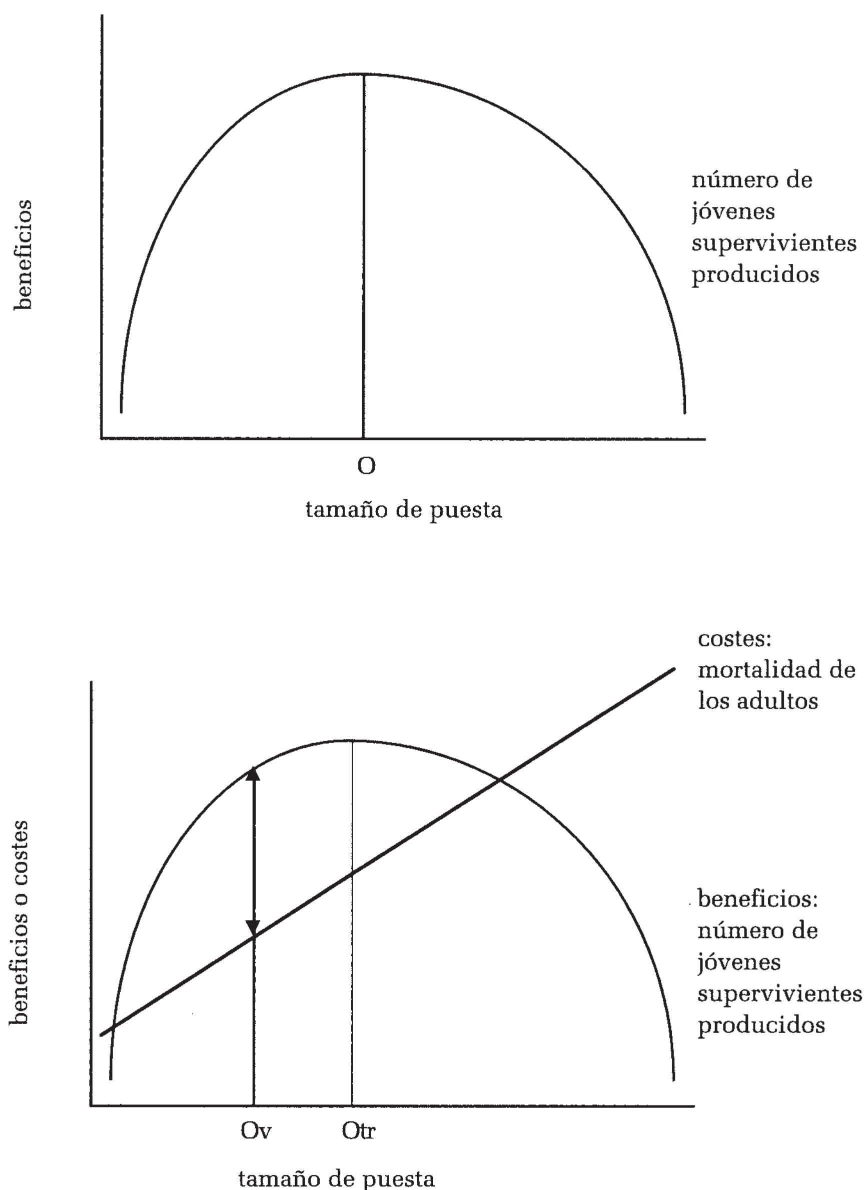


Figura 13.2.–En teoría (arriba) el tamaño de puesta óptimo (O) debería ser aquel para el que se obtienen mayores beneficios en términos de jóvenes supervivientes. En la práctica (abajo) el óptimo real para toda la vida (Ov) es ligeramente inferior al óptimo teórico por tentativa reproductora (Otr), debido a que existen unos costes producidos por el esfuerzo de criar que afectan a la supervivencia de los padres y en definitiva a su éxito en futuras puestas. El tamaño de puesta óptimo a lo largo de toda la vida es aquel donde se rentabiliza la relación de costes y beneficios: máximos beneficios en número de jóvenes supervivientes producidos frente a unos mínimos costes en mortalidad de los adultos debidos al esfuerzo de criar (punto de intersección donde la distancia entre ambas funciones es mayor).

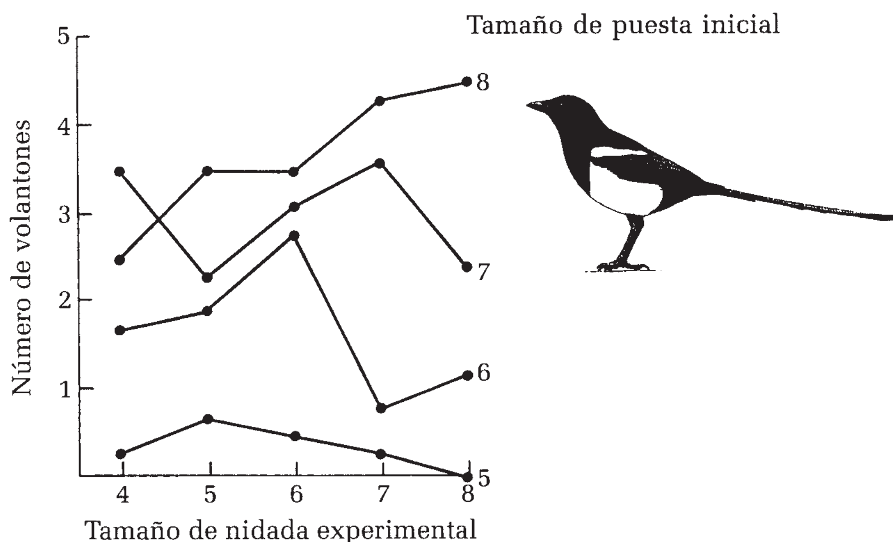


Figura 13.3.–Resultados experimentales sobre tamaño de puesta en urracas (Hogstedt, 1980). Se modificó el tamaño de puesta inicial de las parejas y se cuantificó su éxito reproductivo (número de volantones). En todos los casos las parejas obtuvieron más éxito criando nidadas experimentales del mismo tamaño que las propias naturales.

13.4. La idea de Hamilton: selección por parentesco

Como alternativa consistente a la selección de grupo, surge todo un modelo matemático, que retorna y amplía la teoría de la selección natural de Darwin. Aunque la idea fue anticipada por Fisher (1930) y Haldane (1953), el genético de poblaciones británico W. D. Hamilton valoró su importancia para explicar la evolución del altruismo y la modeló matemáticamente en dos trabajos publicados conjuntamente en 1964. Curiosamente este trabajo no dio el nivel a juicio de la Universidad de Londres y no pudo doctorarse con él.

Se parte de la base de que todas las formas de reproducción implican la reproducción de genes. Dicho de otra forma, un individuo copia una serie de sus genes y los inserta dentro de una célula, donde esas copias intervienen directamente en la construcción de un nuevo individuo (Trivers, 1985). De esta forma el primer individuo (padre) está emparentado genéticamente con cada nuevo individuo (hijo). Y existe una probabilidad, que puede determinarse, de que cualquier gen del padre tenga una copia exacta localizada en el hijo. En especies diploides, cuando un óvulo y un espermatozoide se unen para formar un cigoto, cada padre está contribuyendo con un 50% de sus genes al descendiente (fig. 13.4). Por tanto, si no existe endogamia, la probabilidad de que un padre y un hijo compartan una copia de un gen particular será 0,5.

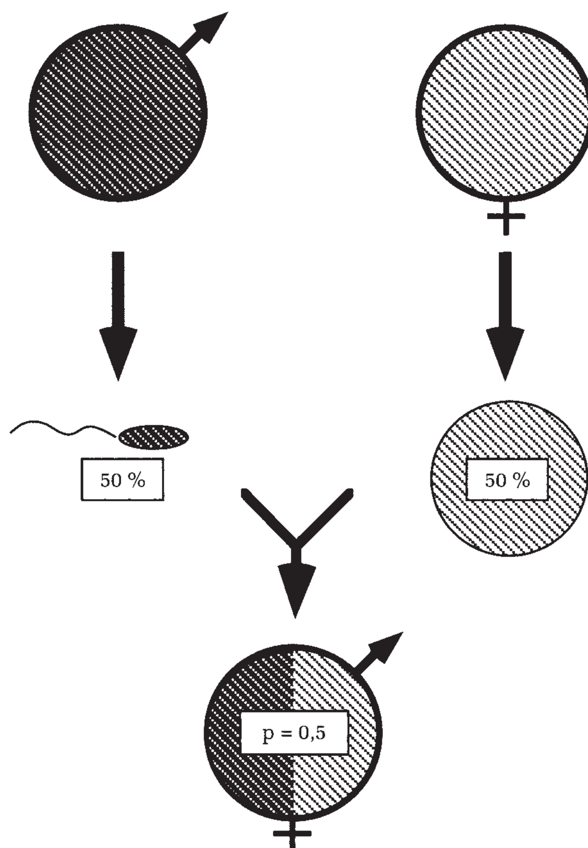


Figura 13.4.–En especies diploides cada padre está contribuyendo con el 50% de sus genes a sus descendientes, por lo que la probabilidad de que padre e hijo compartan un gen particular es p = 0,5.

Ya que existen diversos tipos de relaciones de parentesco y para cada una de ellas se podría calcular la posibilidad de compartir genes idénticos, Hamilton denominó grado de parentesco o r a la probabilidad de que un gen de un individuo tenga una copia exacta en otro individuo emparentado en línea ascendiente-descendiente o no. En la tabla 13.1 se muestran distintos valores de grado de parentesco (r) en línea descendiente y otros parentescos en ausencia de endogamia.

Tabla 13.1.–Distintos valores de r según el parentesco en ausencia de endogamia.

r	*Parentesco descendiente*	*Otro parentesco*
0,5	Hijos	Hermanos completos
0,25	Nietos	Medio hermanos, sobrinos
0,125	Bisnietos	Primos

El grado de parentesco descendiente (o vertical) se calcula en función de la regla:

$$r = 1/2^n,$$

siendo n el número de generaciones. La endogamia incrementa notablemente el grado de parentesco entre el actor y el receptor y para su calculo se podría usar una expresión más general,

$$r_{ab} = \frac{prob_{ab}}{1 + E_a}$$

r_{ab}: grado de parentesco de a con b.
$prob_{ab}$: probabilidad de que el gen esté en b.
E_a: probabilidad de que a tenga una segunda copia del gen.

13.4.1. Eficacia biológica inclusiva

La intuición de Hamilton consistió en darse cuenta de que la selección natural no sólo actúa maximizando el éxito reproductivo individual (denominado eficacia biológica o eficacia Darwiniana), sino que llega más lejos tratando de extender el máximo número de copias de genes de un individuo en generaciones futuras. Así Hamilton amplió el concepto de la eficacia Darwiniana, añadiendo un componente indirecto debido al éxito obtenido a través de la interacción con parientes. Por incluir este éxito indirecto, Hamilton la denominó eficacia biológica inclusiva (*«inclusive fitness»*). Grafen (1982 y 1984) y Dawkins (1986) ponen el acento en los numerosos errores de comprensión y descripción de este concepto, recogidos incluso en libros de texto de comportamiento animal de uso frecuente. Por ello lo mejor es recurrir a la fuente original y, atendiendo a la descripción de Hamilton, definir eficacia biológica inclusiva como una medida del éxito reproductivo que, como puede apreciarse en la figura 13.5, incluye dos componentes adicionados:

1. El éxito reproductivo individual (eficacia Darwiniana) medido en hijos adultos, pero, y esto es importante y a menudo olvidado, descontándole la porción de este éxito debida al medio social del individuo y añadiéndole la porción de éxito que no ha tenido por acción de las influencias sociales externas.
2. Las porciones del éxito reproductivo de otros individuos (vecinos), pero sólo las que resulten de las acciones beneficiosas (a sumar) y perjudiciales (a restar) del comportamiento del individuo, estando cada una de estas últimas porciones relativizadas o devaluadas (ya que $r <= 1$) por el grado de parentesco entre el individuo actor y el receptor.

Hamilton planteó la idea de la eficacia biológica inclusiva como una forma de calcular las condiciones bajo las que un gen puede extender sus

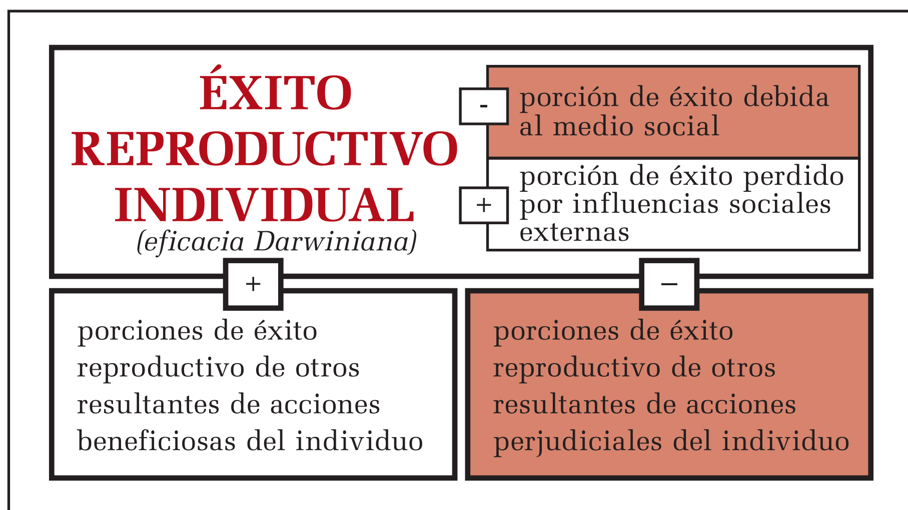


Figura 13.5.–Esquema de la definición de eficacia biológica inclusiva según la descripción original de Hamilton. La eficacia inclusiva incluye varios componentes a adicionar y sustraer de la eficacia darwiniana o éxito individual, que no siempre han sido tenidos en cuenta por algunos autores. Explicación en el texto.

copias dentro de una población, sobre todo teniendo en cuenta el efecto que el individuo portador de ese gen, por su propio comportamiento, puede tener sobre otros individuos emparentados, es decir con los que comparte una probabilidad de poseer dicho gen.

Partiendo de todo lo anterior, un comportamiento altruista se seleccionará, cuando se cumpla la siguiente condición extraída, a modo de conclusión, del modelo de Hamilton,

$$\mathbf{K > 1/r}$$

donde *K* es el cociente entre el beneficio del receptor **(Br)** partido por el coste para el actor (**Ca**) y r es el grado de parentesco antes definido. Otras formas de expresar esta condición conocida como «**regla de Hamilton**», son:

$$\mathbf{r \cdot B_r - C_a > 0}, \text{ o sencillamente } \mathbf{r \cdot B_r > C_a}.$$

O bien la siguiente forma de expresión de esta regla que se emplea cuando interesa sopesar los costes y beneficios expresados en términos de hijos perdidos y ganados:

$$\frac{B_{\text{receptor}}}{C_{\text{altruista}}} > \frac{r_{\text{donante con hijos propios}}}{r_{\text{donante con hijos de receptor}}}$$

Al objeto de facilitar una comprensión sencilla y gráfica de la regla usaremos un ejemplo extremo de altruismo: un individuo es manipulado por un gen «altruista» para que se sacrifique y muera a cambio de salvar la vida de parientes (fig. 13.6). La muerte del individuo altruista conlleva la desaparición de una copia del gen, pero éste no sólo va a permanecer, sino que además incrementará su frecuencia dentro del conjunto génico, siempre y cuando dicho acto altruista implique salvar las vidas de más de 2 hermanos (r = 0,5), más de 4 sobrinos (r = 0,25), o más de 8 primos (r = 0,125). J. B. S. Haldane que acababa de realizar estos cálculos en el reverso de una envoltura, anunció, ante un atónito auditorio presente en el pub donde se encontraba, que estaría dispuesto a perder la vida por algo más de 2 hermanos u 8 primos.

Desde Darwin se ha usado a menudo el término «selección individual» para describir el proceso por el que un comportamiento es favorecido debido a que su efecto es beneficioso para la producción de descendientes de un individuo. Un nuevo término: selección por parentesco (*«kin selection»* –Maynard Smith, 1964) se usa para designar el proceso por el que un acto se ve favorecido por el hecho de producir beneficio sobre otros parientes tales como hermanos, primos, etc. En teoría, si no hay otras razones de índole evolutivo, no tendrían por qué existir diferencias entre copias de genes, por ejemplo, producidas por la ayuda a hijos (r = 0,5) o por la ayuda a hermanos (r = 0,5).

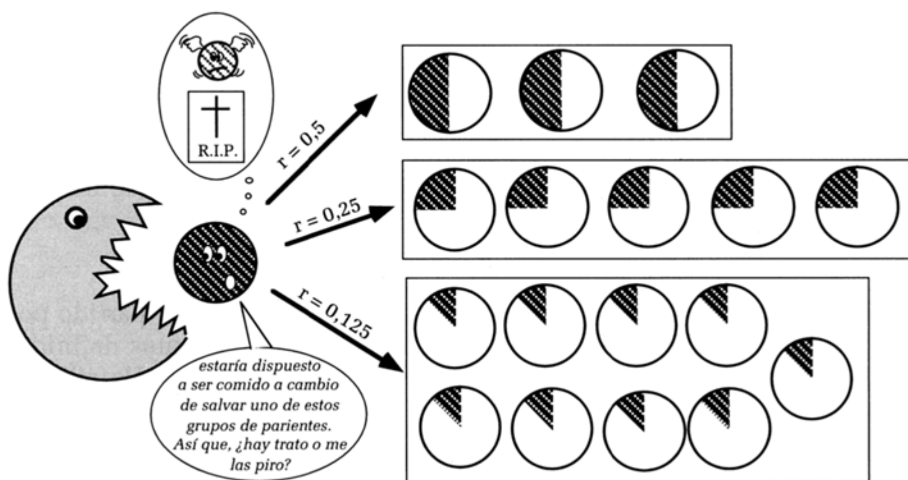


Figura 13.6.–El comportamiento altruista extremo de este individuo podría favorecerse por la selección siempre que se cumpla la condición que expresa y que cumple la regla de Hamilton. La muerte del individuo supone la pérdida de una copia del gen pero este puede incrementar su frecuencia génica siempre que el acto implique salvar las vidas de más de 2 hermanos con cada uno de los cuales mantiene una probabilidad del 50% de compartir el gen (grado de parentesco r = 0,5), más de 4 sobrinos (probabilidad de compartir el gen del 25% y r = 0,25), o más de 8 primos (probabilidad de compartir el gen de 12,5% y r = 0,125).

Este mecanismo evolutivo de la selección por parentesco, nos permite realizar las siguientes predicciones:

1. El altruismo es más común entre individuos emparentados.
2. El altruismo es más común en especies con bajos índices de dispersión de los individuos desde el grupo de nacimiento.
3. Las especies que presentan comportamientos altruistas son capaces de discriminar con más precisión el grado de parentesco.

Todas estas predicciones ya han sido confirmadas por observaciones de campo y quizá la que plantea más complicación es como se puede discernir entre parientes y no parientes y dentro de los primeros el grado de parentesco.

13.5. Reconocimiento del parentesco

La teoría de Hamilton de la selección por parentesco requiere como hemos visto que un individuo se comporte de forma diferente frente a otros con distinto grado de parentesco, y esto debe implicar que el individuo sea capaz de valorar y, en suma, reconocer su parentesco con otros individuos.

A partir de la aparición del trabajo de Hamilton se ha producido un rápido crecimiento de las evidencias de que los individuos efectivamente reconocen a los parientes, e incluso pueden distinguir perfectamente entre parientes próximos y distantes (ver Fletcher y Michener, 1987; y Hepper, 1991 para una revisión).

Se han descrito al menos cuatro formas diferentes en que los individuos pueden reconocer el parentesco:

1. ***Existencia de alelos de reconocimiento***: esta posibilidad fue propuesta por Hamilton (1964) y acuñada por Richard Dawkins con el simpático nombre de «efecto de la barba verde». La idea consiste en que puede haber «alelos de reconocimiento» que expresan sus efectos fenotípicamente para permitir a sus portadores reconocer esos alelos en otros, y también provocar que los portadores se comporten de manera altruista frente a otros con el efecto fenotípico presente. Por ejemplo si un gen confiere a su propietario una barba verde y una tendencia a ser amable con otros que tengan la barba verde, este hecho debería ser favorecido por la evolución. Esto proporcionaría un mecanismo de reconocimiento de parentesco sin aprendizaje.

A juicio de Alan Grafen (1990c) la mayoría de pruebas experimentales sobre discriminación de coespecíficos por similitud genética no constituyen suficiente evidencia de la existencia de reconocimiento de parientes.

En realidad, se conocen pocos casos claros de este mecanismo de reconocimiento de origen genético. Como ejemplo se puede citar el estudio de Beauchamp, Yamazaki y Boyse (1985) sobre preferencias de apareamiento en el ratón doméstico (*Mus musculus*) donde se aportan pruebas de la posible existencia de un sistema basado en alelos de reconocimiento. Dieron a elegir a los ratones entre parejas potenciales que diferían en un único locus del complejo mayor de histocompatibilidad (H-2), que se ocupa de especificar los antígenos encargados de distinguir entre lo propio y lo extraño. A la vista de los resultados, los machos eligieron aparearse con hembras de tipo H-2 distinto del suyo. Esta elección se basaba en el olor, determinado genéticamente por alelos H-2.

Los experimentos de Andrew R. Blaustein y Richard K. O'Hara (1981) parecen indicar que los renacuajos de la rana de las Cascade (*Rana cascadae*), que se muestran insólitamente sociales (constituyendo agregaciones cohesivas de menos de 100 individuos), son capaces de reconocer a sus hermanos sin haberlos visto antes, prefieren asociarse con sus hermanos antes que con ejemplares no emparentados, y tal preferencia persiste durante toda su metamorfosis a ranas. A la vista de los resultados obtenidos en los experimentos, este sensible sistema de reconocimiento de parentesco quizá pudiera encuadrarse en un sistema de reconocimiento genético basado en la existencia de alelos de reconocimiento, si bien los mismos autores reconocen que no puede descartarse que se trate de un mecanismo de reconocimiento por comparación de fenotipos (que veremos más adelante), ya que un renacuajo, incluso habiéndose criado en aislamiento total, podría aprender su propio olor determinado genéticamente al percibirse a sí mismo y por comparación reconocer a aquellos individuos cuyo olor resulte más familiar, como parientes.

2. ***Reconocimiento por simple proximidad***: *de* forma sencilla, consistiría en tratar como pariente a cualquiera que esté dentro del habitáculo hogar (nido, madriguera, etc.). En otras palabras, recién nacidos dentro de un recinto equivalen a parientes. Un sistema de reconocimiento tan simple tiene el inconveniente de que algún individuo (de la misma especie o incluso de otra) pueda colocar un extraño en un nido ajeno cuyo propietario lo acepte como pariente y así existen numerosos ejemplos de parasitismo de incubación y cría. Uno de los más conocidos corresponde al cuco (*Cuculus canorus*) que deposita sus huevos en nidos de diferentes especies de paseriformes, que actúan como padres adoptivos del recién nacido, considerándolo como un hijo propio.

3. ***Reconocimiento a través de la primera experiencia***: aprender que aquello con lo que creces es un pariente (compañeros de carnada o de nido se identifican corno parientes). El reconocimiento de parientes a través de la primera experiencia se puede producir por dos tipos de mecanismos:

a) *Fenómeno del «imprinting»* o impronta descrito por Konrad Lorenz en jóvenes de ganso, tratado en el capítulo 5. Se trata de un mecanismo innato de fijación y reconocimiento, consistente en seguir el primer objeto que se mueve, visto después de la eclosión o nacimiento. Este objeto normalmente será la madre.

b) *Aprendizaje por interacción social.* Los individuos aprenden quienes son sus parientes a través de su asociación a temprana edad. La existencia de este mecanismo se puso de manifiesto en el trabajo de Holmes y Sherman (1982) sobre la ardilla terrestre de Belding (*Spermophilus beldingi*). En él se puso en evidencia que las interacciones agresivas eran mucho más frecuentes entre individuos que no se han criado juntos ya fuesen o no hermanos, que entre individuos criados juntos (véase fig. 13.7). Esto implicaba un reconocimiento a través de un aprendizaje por asociación a edad temprana.

Pero la aportación más importante de Holmes y Sherman en este mismo trabajo, fue descubrir que, como se muestra en la figura 13.7, hermanos genéticos criados aislados, se mostraban menos agresivos entre si que los individuos no emparentados criados aislados. Lo que hace más interesante esta observación es que este efecto sólo ocurría entre las hembras, que

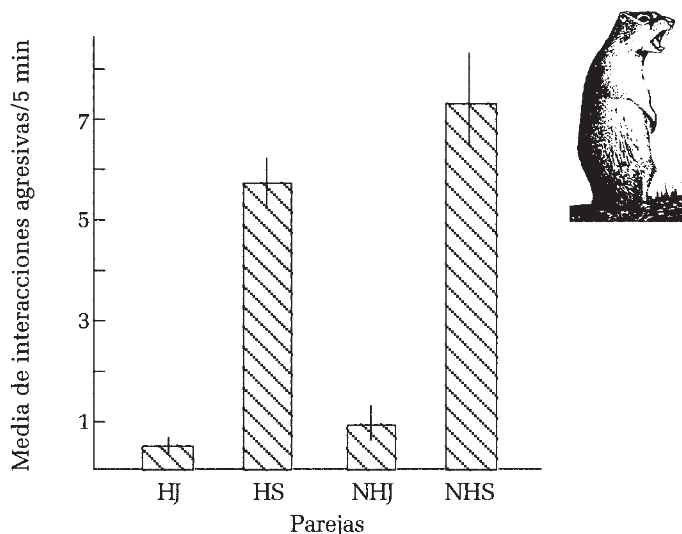


Figura 13.7.–Reconocimiento del parentesco a través del aprendizaje por interacción social en ardilla terrestre de Belding (Holmes y Sherman, 1982). Resultado de experimentos de laboratorio donde se muestra que no son más agresivos entre si individuos no hermanos criados juntos (NHJ) que hermanos criados juntos (HJ). Por el contrario, individuos no hermanos criados aparte (NHS) muestran una mayor tasa de interacciones que el grupo constituido por hermanos criados separados (HS). En general individuos criados por separado son mucho más agresivos entre sí que cuando se crían juntos, sean parientes o no.

son las que, en esta especie, presentan comportamientos altruistas de cooperación y ayuda en la defensa de la madriguera.

Está claro que reconocer a compañeros puede deberse al aprendizaje por interacción social, pero ¿como reconocen a hermanos genéticos con los que no han tenido relación? Una explicación podría ser que las hermanas que se criaron aisladas aprenden a reconocerse en una experiencia prenatal en el útero de su madre. Las observaciones de campo de Paul Sherman parecen tirar por tierra esta hipótesis (por lo menos en parte), ya que una hembra puede aparearse hasta con 8 machos diferentes, estimándose una media de 3,3 machos por hembra.

De hecho, un análisis de las proteínas sanguíneas polimórficas de muestras de las madres, los padres potenciales y sus hijos, demostró que el 78% de las camadas eran engendradas por más de un macho.

El descubrimiento más excitante fue que las compañeras de camada eran capaces de distinguir entre hermanas completas y medio hermanas, lo que se ponía de manifiesto porque cooperaban más con las primeras (fig. 13.8).

A modo de resumen: las hembras de ardilla terrestre discriminan a sus coespecíficos de dos formas: de una parte, reconocen y cooperan con los individuos que comparten la madriguera y con otros que no conviven, pero que son hermanos completos y medio hermanos; de otra, pueden

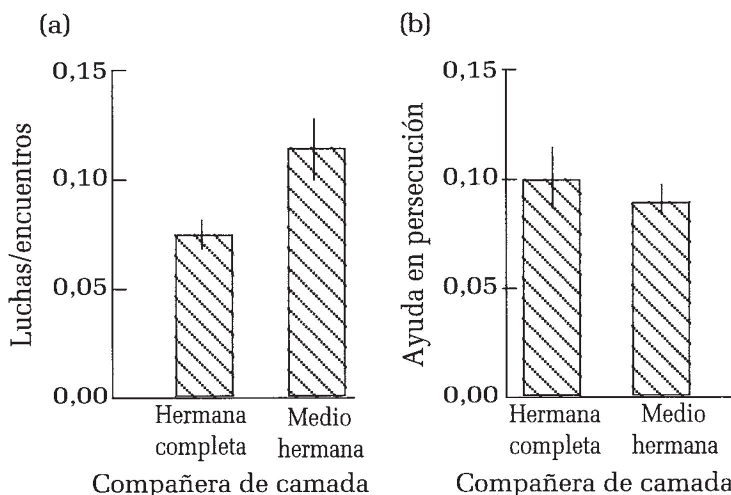


Figura 13.8.–El reconocimiento de parentesco en el caso de las ardillas terrestres de Belding llega a distinguir entre hermanas completas y medias hermanas. Observaciones de campo muestran que las tasas de agresión y cooperación varían dependiendo de si se realizan entre hermanas completas o medias hermanas (siempre entre hembras jóvenes del año). Las hermanas completas son menos agresivas entre sí y se ayudan más.

cooperar especialmente con compañeros de nido que son muy parecidos a su propio fenotipo y, a menudo, es más frecuente que sean hermanos completos que medios hermanos. Esto conduce a la existencia de otro mecanismo de reconocimiento:

4. ***Reconocimiento por comparación de fenotipos.*** Individuos que se parecen a uno mismo equivalen a parientes. Este mecanismo podría ser difícil de diferenciar en la práctica del *efecto de la barba verde* o mecanismo de alelos de reconocimiento, aunque parecen existir algunos ejemplos claros de comparación de fenotipos como sucede en el ejemplo anterior de las ardillas terrestres, o en el de las denominadas abejas del sudor (*Lasioglossum zephyrum*). Gregory R. Buckle y Les Greenberg (1981) demostraron que estos insectos, que guardan las entradas de sus nidos, disciernen entre abejas conocidas y extrañas en base a la similitud fenotípica con los individuos con los que se criaron. Dicho en otras palabras, las guardianas aprenden el olor de sus compañeras de nido, que es su propio olor, y sólo dejan pasar a las que huelen de tal forma.

Llegados a este punto y una vez comentados los distintos tipos de mecanismos de reconocimiento de parentesco descritos, conviene señalar que estos, si bien en algunos casos pueden operar por separado, también lo pueden hacer de forma conjunta, no siendo necesariamente mutuamente excluyentes.

Por otra parte, aunque el altruismo suele ir asociado a una capacidad de discriminación de los distintos grados de parentesco, también puede evolucionar sin reconocimiento de parientes en aquellas sociedades en las que las interacciones ocurren con preferencia entre individuos emparentados, debido sólo a la estructura de las mismas.

13.6. Evidencias de selección por parentesco de comportamientos altruistas

Existen numerosas evidencias de comportamientos altruistas y cooperativos que han podido evolucionar por un mecanismo de selección por parentesco. A algunas de ellas nos referiremos a continuación.

13.6.1. Altruismo en insectos sociales

Previamente conviene aclarar, qué se entiende por insectos sociales o eusociales. Se requieren tres características para que la especie tenga calidad de eusocial:

- Tener cuidado cooperativo de los jóvenes que implica que a la cría ayudarán más individuos que sólo la madre.
- Existencia de castas estériles o individuos que no se reproducen.

- Solapación de generaciones: madre, hijos adultos e hijos jóvenes viven al mismo tiempo.

Esto permite a los jóvenes criar a sus hermanos más jóvenes en lugar de tener su propia descendencia. Aunque éstas serían las condiciones definitorias, también podemos encontrar estados intermedios en los que no se cumplen estas tres condiciones. Jon Seger (en Krebs y Davies, 1991) realiza una amplia y documentada revisión acerca de la socialidad en insectos, sus posibles orígenes y problemas.

La eusocialidad se da en tres ordenes de insectos: O. HYMENOPTERA (hormigas, abejas y avispas), O. ISOPTERA (termitas) y O. HEMIPTERA – S. O. HOMOPTERA (áfidos). En este último grupo la eusocialidad se ha descubierto muy recientemente (Aoki, 1977). Tanto Hymenoptera como Isóptera presentan una predisposición genética especial para la evolución de las castas estériles.

Hymenoptera: la haplodiploidía como predisposición genética

En Hymenoptera los machos se desarrollan a partir de huevos no fertilizados por lo que son haploides, es decir, con un sólo juego de cromosomas. Las hembras, por el contrario, son desarrolladas a partir de huevos fecundados y en consecuencia son diploides (dos juegos cromosómicos).

Como se puede apreciar esquemáticamente en la figura 13.9, los machos haploides forman gametos genéticamente idénticos, por lo que cada una de sus hijas recibirá un paquete igual de genes que supone la mitad de su genoma diploide total. Para la otra mitad, como la madre produce dos tipos de gametos, existe una probabilidad del 50% de que sea la misma entre hermanas. En consecuencia, globalmente, dos hermanas tendrán una posibilidad de compartir el genoma del 75%.

El grado de parentesco que guardan las obreras entre sí es de 0,75, mientras que si tuvieran sus propios hijos compartirían un grado de parentesco de 0,5. En consecuencia, sus genes pueden extenderse mejor invirtiendo en hermanas (algunas de las cuales serían reinas extremadamente fértiles) que en sus propios hijos

Además, es más probable que el comportamiento de ayuda evolucione en una especie haplodiploide que en una especie diploide, porque en la primera una hembra tiene un grado de parentesco de 0,375 con el hijo de su hermana, mientras que en una especie diploide tendría sólo 0,25, como se puede apreciar esquemáticamente en la gráfica, correspondiente a la segunda generación, representada en la figura 13.10.

Conflicto de intereses entre obreras y reina

Dado que las obreras guardan con sus hermanas un grado de parentesco de 0,75 y con sus hermanos sólo de 0,25, si nacieran igual número

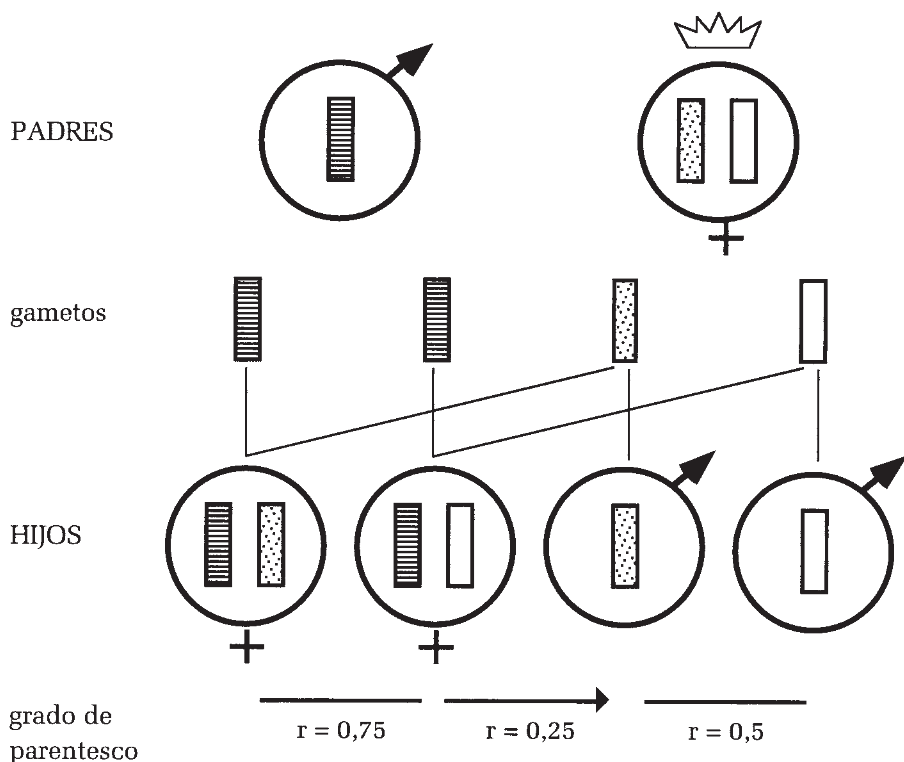


Figura 13.9.–La haplodiploidía supone una fuerte predisposición genética en Hymenoptera. Los machos producen gametos genéticamente idénticos y son haploides. La reina es diploide como el resto de las hembras y produce gametos de dos tipos. Estas condiciones hacen que entre los hijos, las hembras entre sí estén más emparentadas con un grado de parentesco r de 0,75. La probabilidad de que dos hermanos machos compartan su dotación genética es de 0,5 y el grado de parentesco entre hembra y macho hermanos es de tan sólo 0,25. Dado que el grado de parentesco entre las obreras (0,75) sería mayor que el que compartirían con sus propios hijos si los tuvieran (0,5), sus genes pueden extenderse mejor invirtiendo en hermanas (algunas reinas) que en hijos.

de hembras que de machos, el grado de parentesco promedio sería 0,5, y no existirían razones para que la haplodiploidía comportara una clara predisposición para la evolución de las castas estériles.

Así las cosas y aplicando la teoría de Hamilton, las obreras deberían sacar partido de su mayor relación de parentesco con sus hermanas, favoreciendo una mayor producción de estas, es decir una proporción de inversión en sexos desviada en favor de las hembras. ¿En qué medida?, en la misma que viene dada por la relación de parentesco (0,75 : 0,25), es decir 3 : 1 en favor de hembras. La reina, por su parte, guarda un grado de parentesco de 0,5 tanto con hijos como con hijas, y tenderá a invertir por igual en machos y hembras, es decir, debería favorecer una proporción

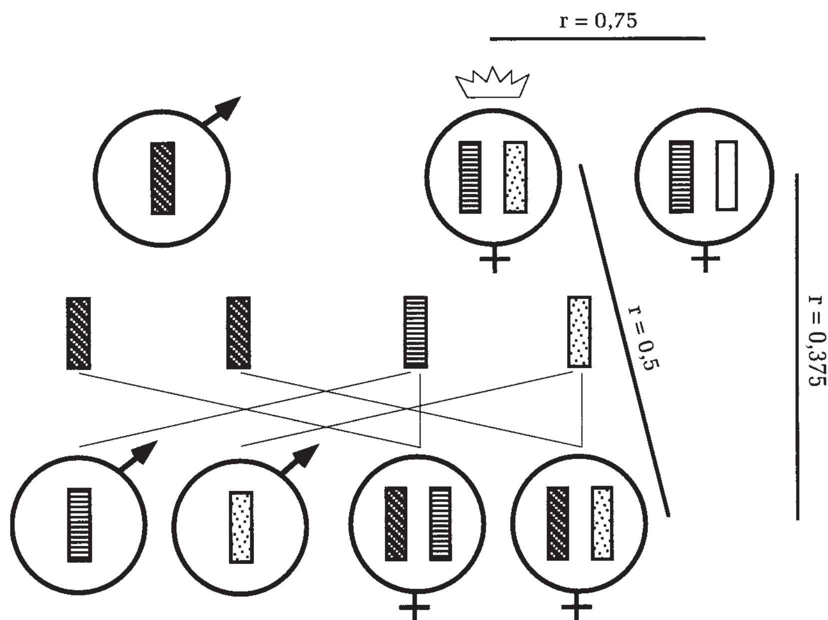


Figura 13.10.–Haplodiploidía en Hymenoptera: segunda generación. Una hija reina de la primera generación se aparea con un macho procedente de otra colonia y como resultado el grado de parentesco de una obrera hermana de la reina y sus sobrinos (en promedio) será de 0,375, frente a 0,25 si se tratase de una especie diploide.

1 : 1. Por tanto existe un conflicto entre los intereses de obreras y reina. ¿Quién triunfará?

Afrontando esta pregunta, Robert L. Trivers y Hope Hare (1976) analizaron la proporción de inversión en hijos machos y hembras en 21 especies de hormigas que teóricamente cumplían las condiciones de una sola reina por colonia y un único apareamiento. Encontraron que, a pesar de su dispersión, en promedio los datos se ajustaban más a la proporción de inversión 3 : 1 que a la 1 : 1 (fig. 13.11), y en consecuencia, concluyeron que las obreras vencían en el conflicto consiguiendo manipular exitosamente la proporción de inversión en sexos hasta su propio óptimo y en contra de los intereses de la reina. Esta conclusión parece acabar con el tópico de las hormigas obreras consideradas como hembras subordinadas, sacrificadas y esclavas de su trabajo en beneficio de la reina.

Las armas que reina y obreras pueden utilizar en este conflicto de intereses para manipular en su favor la proporción de inversión en sexos son:

- La REINA puede elegir el sexo de los huevos que pone (fértiles dan hembras; infértiles dan machos).
- Las OBRERAS pueden elegir entre criar o no a la larva.

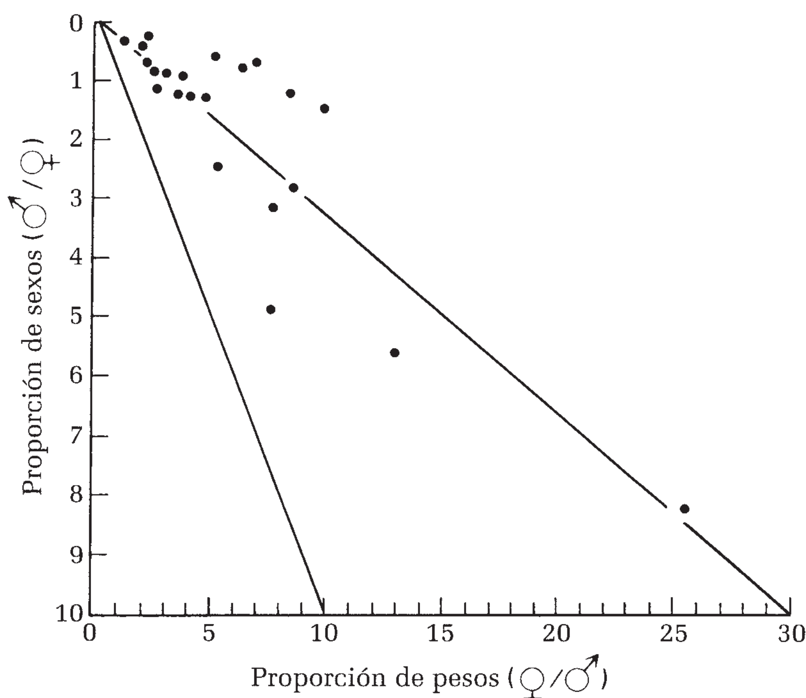


Figura 13.11.–Proporción de inversión (medida en peso) en machos y hembras en 21 especies de hormigas (Trivers y Hare, 1976). Se representa en el eje X la proporción de pesos (hembras/machos) y en el eje Y la proporción de sexos (machos/hembras) en la colonia. La línea inferior de mayor pendiente corresponde a una situación equilibrada de inversión 1 : 1 y la línea superior corresponde a una proporción 3 : 1 en favor de las hembras. La nube de puntos correspondiente a los valores reales para las 21 especies, se ajusta mejor a esta última 3 : 1, es decir a la predicción de que las obreras controlan la proporción de sexos.

Para Trivers y Hare, que se plantean sólo las dos formas extremas de control sobre la proporción de sexos (control absoluto por parte de la reina frente a control absoluto por parte de las obreras), el éxito de las obreras puede radicar en que ostentan el poder práctico. Al ser las que alimentan a los jóvenes pueden eliminar selectivamente a los machos y sacar adelante hembras reproductoras (reinas).

No obstante, una explicación alternativa más factible es el poder compartido en base a las posibilidades de manipulación de ambas castas. En este sentido, la reina tiene posibilidad de evitar una proporción de inversión desviada hacia hembras, reduciendo el suministro de huevos diploides a las obreras, mientras que las obreras, por su parte, pueden actuar incrementando la inversión en cada huevo de hembra disponible, especialmente en los de futuras reinas (Bulmer y Taylor, 1981).

El trabajo de Trivers y Hare realiza una predicción cualitativa que parece cumplirse (Krebs y Davies, 1993), pero se basa en la aceptación

para las especies consideradas de unas condiciones iniciales quizá excesivamente simplificadas y generalizadas, y su conclusión final nace de la aplicación de un modelo extremadamente sencillo acerca de las formas de control de la inversión en la proporción de sexos. Debido a ello ha recibido críticas por parte de otros autores, tal es el caso del trabajo de Richard Alexander y Paul Sherman (1977) que expone dos cuestiones fundamentales no tenidas en cuenta por Trivers y Hare:

- Es frecuente que la reina se reproduzca más de una vez, alterando las relaciones de parentesco asumidas por Trivers y Hare.
- En muchas especies las obreras ponen huevos no fertilizados que producirán machos (un estudio señala que hasta un 39% de los huevos de machos son puestos por obreras). Si las obreras producen machos, es difícil mantener una proporción de inversión 3 : 1.

Según Alexander y Sherman (1977) existe otro factor importante a tener en cuenta, esto es, la competencia local entre hermanos por el apareamiento (*local mate competition*). Cuando existe esta competencia local, es decir las hembras van a ser fecundadas con gran probabilidad por hermanos, que compiten por el apareamiento, el interés de la reina madre no será producir igual proporción de machos y hembras, sino producir una progenie formada mayormente por hijas, con el número justo de hijos para fertilizarlas. Luego los intereses de Reina y Obreras confluyen hacia una proporción de inversión en sexos desviada hacia hembras.

A la vista de lo anterior, no es posible hacer una predicción cuantitativa de la proporción de sexos óptima para la reina sin conocer el alcance de la competencia local entre hermanos por el apareamiento. En consecuencia, para Alexander y Sherman, los resultados obtenidos por Trivers y Hare, de un mayor ajuste a la proporción de inversión en sexos desviada 3 : 1, no deben considerarse como una evidencia concluyente de la existencia de un control total mediante manipulación por parte de las obreras. No obstante, tal y como recoge Seger (1991), existen en la actualidad numerosas evidencias procedentes de diversos estudios que apuntan a que, en esencia, las conclusiones extraídas por Trivers y Hare son correctas.

Resumiendo, para saber si las obreras o la reina controlan la proporción de inversión, es necesario conocer:

- Alcance de la competencia local por el apareamiento.
- Si las obreras ponen huevos o no.
- Grado de parentesco de obreras y reproductores.

En base a ello, se puede predecir que las obreras ganan en el conflicto de intereses si, en conjunto, se cumplen estas condiciones:

- Existencia de competencia local por el apareamiento.
- Las obreras no ponen huevos.
- La reina es monógama.

En el caso de una especie de avispa papelera (*Polistes metricus*) estudiada por Metcalf (1980) es la reina la que vence en el conflicto de intereses con las obreras, manteniendo la proporción de sexos en 1 : 1. En esta especie, en la que existe poca evidencia de competencia local por el apareamiento, la reina desarrolla la estrategia reproductiva de producir los machos antes que las hembras, cuando sólo está acompañada por pocas obreras a las que puede controlar para que ayuden a criar estos huevos que darán lugar a machos. Se puede considerar que en este conflicto de intereses, las obreras pierden, porque están criando hermanos con una media de grado de parentesco de 0,45 (0,25 para los hermanos y 0,65 para las hermanas en este caso), mientras que la reina está emparentada con sus hijos en 0,5.

Aunque la haplodiploidía de los himenópteros constituye una clara predisposición genética a la eusocialidad, no conduce por sí sola a la evolución de ésta. Una prueba de ello radica en el hecho de que no todos los insectos haplodiploides tienen castas estériles, y en el caso de otros como las termitas, las castas han evolucionado en una especie normal diploide. Hay factores tales como la defensa de los huevos o de las larvas frente a otras especies de insectos parásitas, o la cooperación en la construcción del nido, que constituyen importantes presiones ecológicas que han podido favorecer, junto a la predisposición genética, la evolución hacia la eusocialidad. Incluso algunos autores apuntan la existencia de un tercer factor no menos importante que los genéticos y ecológicos: la demografía. Los riesgos para la descendencia de una reina solitaria son muy superiores a los de la de un grupo que colabora a criar, ya que en el primer caso la muerte de la madre mientras cría condena inexcusablemente a toda su descendencia (Gadagkar, 1990).

Origen de la eusocialidad en Isoptera: condicionantes genéticos

El hecho de que todas las especies de termitas sean eusociales es índice de que constituyen un único origen de la eusocialidad, distinto a todos los demás orígenes evolutivos del altruismo reproductivo en insectos que han ocurrido dentro del Orden Hymenoptera, exclusión hecha de formas eusociales intermedias como el caso de algunos áfidos descritos por Aoki (1987) e Itô (1989).

Aunque desde el punto de vista de comportamientos y morfologías las termitas se asemejan a la complejidad de las hormigas más avanzadas, muestran claras diferencias tales como la existencia de obreros de ambos sexos (en Hymenoptera sólo hembras), o como el hecho de que los primeros reproductores (rey y reina) se mantienen juntos toda la vida (en los himenópteros sociales los machos mueren al poco de aparearse.

A diferencia de los himenópteros sociales, las termitas o isópteros son diploides y en consecuencia no presentan las asimetrías en los parentescos propiciadas, como hemos visto, por la haplodiploidía. Sin embargo se

conocen al menos dos caminos en que la configuración de las relaciones de parentesco ha podido favorecer la evolución del altruismo reproductivo en Isoptera:

1. *Ciclos de endogamia y exogamia.* La endogamia incrementa el grado de parentesco de los integrantes de una familia y por tanto se podría esperar que favoreciese el altruismo, pero al tiempo que aumenta el grado de parentesco de un individuo hacia su hermano, también se incrementa el grado de parentesco del individuo hacia su propio hijo, por lo que el alcance de la eficacia inclusiva obtenida por ayudar se equipara a la eficacia darwiniana obtenida por criar y en consecuencia no supone una clara predisposición en sí.

Según Stephen Bartz (1979) es la alternancia de ciclos de endogamia y exogamia en el ciclo reproductivo de las termitas, la que podría haber favorecido la evolución de las castas estériles. Si se dan ciclos de endogamia y exogamia, de forma que las nuevas colonias sean fundadas por unos reproductores primarios no relacionados entre sí, al proceder de colonias distintas pero fuertemente endogámicas, entonces sí se cumplirá que la primera generación de hijos estarían más relacionados entre sí que con sus propios padres, lo que si constituiría una predisposición a la evolución de la eusocialidad. La idea resulta más fácilmente comprensible si atendemos a la figura 13.12 en la esquematizamos un ejemplo extremo donde, como hemos indicado anteriormente, la reina y el rey de una colonia de termitas no están emparentados entre sí, pero son homocigóticos porque provienen de colonias altamente endogámicas. Los padres comparten con sus hijos el grado de parentesco normal de 0,5, pero los hijos están emparentados entre sí con un r de 1 y todos son heterocigóticos. Así los hijos estarán genéticamente predispuestos para ayudar a sus hermanos antes que a criar sus propios hijos.

Pero además, los reproductores alados que se dispersan en busca de compañero para fundar otra colonia no son producidos por los reproductores primarios, sino por unos reproductores secundarios, hijos de aquellos fundadores y en consecuencia hermanos de las castas trabajadoras. Es decir, los futuros fundadores de nuevas colonias, provienen del apareamiento entre hermanos o lo que es lo mismo de unos ciclos de endogamia y provocan que la asimetría, antes señalada, en cuanto al grado de parentesco entre hermanos se mantenga. Posteriormente, en lo que constituyen ciclos de exogamia, estos dispersantes alados forman nuevas colonias uniéndose a dispersantes procedentes de otras colonias, siendo bastante improbable que acaben apareándose con sus propios hermanos (Myles y Nutting, 1988). De esta forma se garantiza la existencia de alternancia entre la endogamia y la exogamia.

2. *Genoma vinculado a los cromosomas sexuales.* Syren y Luykx (1977) pusieron de manifiesto otra posible predisposición genética para

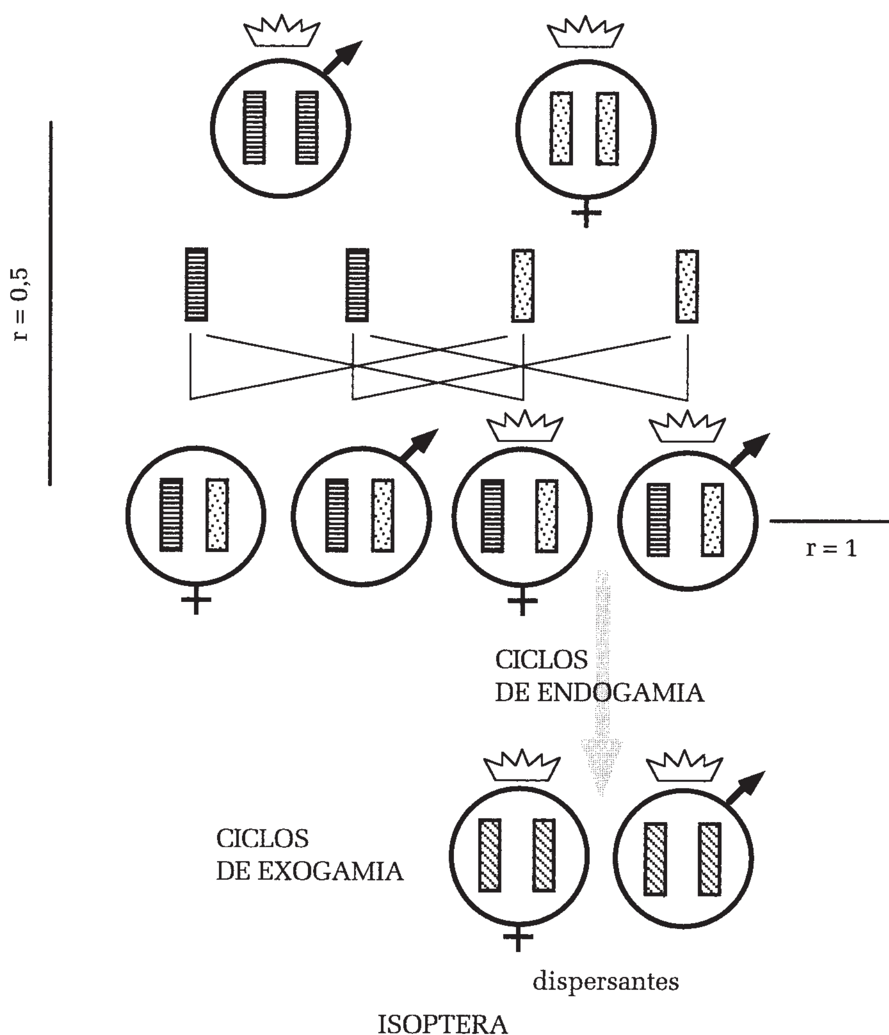


Figura 13.12.–La homocigosis de los reproductores fundadores de una colonia de termitas, responsable de un mayor grado de parentesco de los hijos entre sí que entre padres e hijos, tiene origen en ciclos de endogamia de reproductores secundarios dentro de la misma colonia. Posteriormente se produce una exogamia de modo que los reproductores homocigotos se dispersan uniéndose a otros dispersantes procedentes de colonias diferentes.

la eusocialidad en las termitas. Descubrieron que en ciertas especies una apreciable proporción del genoma está vinculado a los cromosomas sexuales. Esto implica que el grado de parentesco entre hermanos de igual sexo es superior a 0,5 (Lacy, 1980), reproduciendo un efecto similar al del sistema haplodiploide propio de los himenópteros que debería haber favorecido la evolución hacía un altruismo incrementado entre hermanos del mismo sexo (Lacy, 1984). Sin embargo, no se conocen evidencias en

este sentido. De cualquier forma, con los datos actuales resulta difícil valorar la importancia de este hecho en termitas (Crozier y Luykx, 1985), si bien a juicio de Seger (1991) parece improbable que esta característica genética haya jugado un papel relevante en el origen de la eusocialidad en las termitas.

13.6.2. Eusocialidad en mamíferos: *Heterocephalus glaber*

La única especie entre los vertebrados que responde al sistema eusocial es la rata topo desnuda (*Heterocephalus glaber*). Se trata de pequeños roedores (fig. 13.13) de unos 50 gr. como máximo, que reciben este nombre por carecer casi completamente de pelo. Los distintos aspectos de su biología han sido extensamente descritos en una reciente y completa monografía (Sherman *et al.,* 1991). De ellos se puede sintetizar la siguiente información: vive en las regiones áridas y cálidas del Este de África (Kenya, Etiopía y Somalia), formando colonias de hasta 80 individuos que ocupan un extenso sistema de túneles y se alimentan de raíces



Figura 13.13.–Cámara nido de una colonia de ratas topo desnudas (*Heterocephalus glaber*). El individuo central de mayor tamaño es la hembra reproductora o reina amamantando a sus crías. Esta cámara es compartida con otros individuos no trabajadores, de gran tamaño pero inferior al de la reina, que sirven de lecho térmico, a la vez que actúan como defensores cuando es necesario y como proveedores de alimento en forma de sus propias heces. Foto: Michael Lyster.

y tubérculos. Tienen la tasa metabólica muy baja y capacidad termorreguladora muy limitada.

Se han descrito tres castas en la colonia: los trabajadores (menor tamaño, 32 gr. de media) que son los encargados de excavar las madrigueras y buscar y acarrear alimento; los no trabajadores (gran tamaño) que defienden cuando es necesario, atienden a las crías y sirven de lecho térmico a la reina y a las crías (dos machos de esta casta actúan como reproductores); y la hembra reproductora o reina (gran tamaño) que puede producir de 1 a 4 camadas al año, de hasta 24 crías cada una.

Algunas de las crías se desarrollan más rápidamente y alcanzan mayor tamaño que los trabajadores y sustituyen a los no trabajadores que mueren.

Las hembras tienen ovarios con folículos primarios y la supresión de la reproducción en todas ellas puede estar ligada a la presencia de una feromona en la orina de la reina, ya que Jarvis (1978) demostró que es necesario el contacto físico entre la hembra reproductora y las demás, para que ocurra dicha supresión.

Todos los machos producen espermatozoides, pero los pequeños trabajadores tienen dificultad para aparearse con la enorme hembra reproductora.

Jarvis (1978) piensa que la organización social de este animal responde a una evolución bajo las fuertes presiones de un ambiente inhóspito: altas temperaturas y escasez de alimento, pero es posible que la fuerte endogamia de las colonias, que incrementa el grado medio de parentesco entre los componentes, constituya una predisposición añadida.

Así pues, los mecanismos que mantienen este sistema no están aún bastante claros, pero los factores ecológicos y genéticos que lo favorecen son probablemente bastante similares a los de otras especies eusociales: los miembros de las colonias están estrechamente emparentados y la dificultad para conseguir alimento y excavar una intrincada madriguera, claves esenciales para la supervivencia, han podido limitar, desde un punto de vista evolutivo, la capacidad de éxito de individuos aislados fuera de las colonias.

13.6.3. ¿Altruismo debido a selección por parentesco entre parásitos?: el caso de *Dicrocoelium dendriticum*

Dicrocoelium dendriticum es un trematodo endoparásito de rumiantes. Su ciclo comienza al depositar los huevos en el intestino de su hospedador (vaca por ejemplo). Los huevos son expulsados al exterior junto con las heces. Posteriormente, son ingeridos por un caracol en cuyo interior se reproducen asexualmente, dando lugar a formas denominadas cercarias,

que son expulsadas al exterior en forma de bolas de mucus. Estas bolas son comidas por una hormiga y se alojan en tubo digestivo pasando a una nueva forma denominada metacercaria. Una de ellas emigra hacia los ganglios subesofágicos de la hormiga, provocando alteraciones en su comportamiento. Las hormigas afectadas trepan hacia la punta de las hojas de hierba y se fijan a ellas aferrándose con sus mandíbulas. Allí permanecen días y noches hasta que son comidas junto con la hierba por un nuevo herbívoro.

De esta forma se facilita el paso de los parásitos hacia el hospedador definitivo (oveja por ejemplo). Pero lo curioso es que el parásito que emigró a los ganglios y controló el comportamiento de la hormiga, muere y en consecuencia no se reproduce, como ocurre con todas las demás metacercarias que alcanzan el hospedador definitivo.

Al provenir de una reproducción asexual la metacercaria que se autosacrifica es genéticamente idéntica a las que permanecen en el intestino, es decir posee con respecto a ellas un grado de parentesco r igual a 1. Luego este comportamiento altruista podría haber evolucionado perfectamente a través de la selección por parentesco, no obstante aún no se sabe todo acerca de este ciclo, por ejemplo si una hormiga puede ingerir más de una bola de mucus con cercarias emparentadas.

No todos los actos de altruismo son tan extremos como el suicidio o la esterilidad. Veremos a continuación brevemente más ejemplos donde el coste del altruismo es menor y donde es probable que la selección por parentesco haya sido la mayor fuerza que ha actuado en la evolución del altruismo.

13.6.4. Cooperación reproductiva entre hermanos: Pavos

Los pavos en su estado natural en América del norte, acuden en parejas de hermanos a cortejar a las hembras. Previamente, dentro de la pareja de hermanos, ambos compiten por la dominancia. Una vez establecida compiten con otras parejas de hermanos por la dominancia dentro del grupo. A continuación los grupos compiten por la dominancia dentro de la población local. Después de ello, el macho dominante dentro del dúo dominante, a su vez, dentro del grupo dominante, será el que obtendrá la mayoría de los apareamientos.

En cada dúo el macho subordinado ayuda al dominante en las distintas competiciones con otros dúos, y además, coopera en la atracción de hembras, pero NO se reproduce. En términos de eficacia biológica parece que lo mejor sería que tuviera sus propios hijos. Pero dado que existe este fuerte sistema de competencia, si después de enfrentarse con su hermano pierde, la siguiente mejor estrategia es ayudarle, e intentar conseguir que se reproduzca, y de esta forma conseguir una cierta eficacia

inclusiva a través de los sobrinos. Ya que si lo intentara solo no llegaría a aparearse.

13.6.5. Llamadas de alerta entre hembras de perritos de la pradera

Un fenómeno muy extendido en la naturaleza son las llamadas de alarma. En una serie de especies de roedores entre las que se encuentra los perritos de la pradera y las, antes vistas, ardillas terrestres, los individuos dan gritos de alarma cuando hay un predador en las proximidades de la madriguera. Esto le supone al actor un coste porque corre el riesgo de atraer sobre sí la atención del predador. Lo sorprendente es que son sólo las hembras las que emiten gritos de alarma. ¿Por qué?

En estas especies al alcanzar la edad reproductora, los machos se dispersan hacia zonas vecinas, mientras que las hembras por el contrario se mantienen en el territorio paterno. En consecuencia, el grado de parentesco medio entre las hembras de un territorio es notablemente mayor que el de los machos.

13.6.6. Fisión de grupos en macacos

El compartir alimento puede ser un importante acto de altruismo que puede realizarse básicamente de dos formas:

a) Directa: llamadas de alimento, para avisar (probablemente a los parientes) que se ha encontrado alimento.
b) Indirecta: tolerando la presencia próxima de un individuo comiendo.

Observaciones en Macacos japoneses han puesto de manifiesto la fuerte correlación existente entre el grado de parentesco (r) con el subordinado y la buena disposición de un dominante para permitirle que permanezca cerca de él, mientras ambos comen. En general se han observado en otras especies de Macacos, estos y otros comportamientos de tipo altruista, tales como la desparasitación de unos a otros, que también aumenta en frecuencia de realización en función del grado de parentesco (fig. 13.14a).

Dentro de los grupos sociales se producen de forma natural divisiones cuando el grupo ha crecido debido a la reproducción. Estas fisiones no se realizan al azar, sino separándose subgrupos de individuos más emparentados. Con lo cual el grado de parentesco medio de los nuevos grupos es más alto (fig. 13.14b). Resultando ventajosa la fisión porque al incrementar el grado de parentesco medio del grupo se favorece el aumento de los comportamientos altruistas.

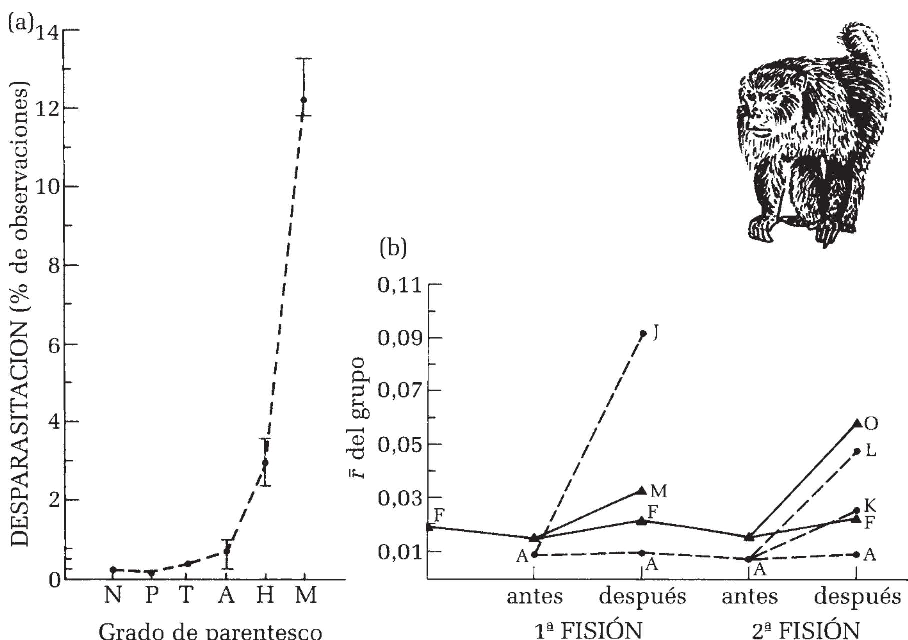


Figura 13.14.–*a*) La frecuencia de los comportamientos de desparasitación se incrementa en función del grado de parentesco en macacos japoneses *Macaca fuscata.* N: no emparentados (diferentes líneas maternas); P: primos; T: tío-sobrina o tía-sobrino; A: abuela-nieto; H: hermanos (medios y enteros); M: madre-hijo. *b*) Efectos de la fisión de grupos sobre la media de parentesco de los grupos resultantes en macaco rhesus *M. mulatta:* en todos los casos se incrementa el grado de parentesco medio dentro de los nuevos grupos.

13.6.7. Ayudantes de cría

Existen numerosas especies de animales, sobre todo aves (más de 150 especies) en las que determinados individuos jóvenes pero sexualmente maduros, ayudan durante la reproducción a criar hijos de otros, en lugar de reproducirse ellos mismos. En este apartado nos ceñiremos a casos muy concretos de ayudantes de cría en aves, pero para una extensa revisión desde un punto de vista evolutivo y de los factores ecológicos que actúan en la existencia de ayudantes y cría comunal en aves podemos remitirnos al libro de Jeram L. Brown (1987).

Tomemos como ejemplo el arrendajo de matorral de Florida (*Aphelocoma coerulescens*) que ha sido estudiado durante 15 años por Glen Woolfenden y John Fitzpatrick (1984). El hábitat apto para esta especie es disperso y escaso, lo que provoca núcleos reproductivos de arrendajos separados por zonas no aptas desocupadas.

Los reproductores viven en parejas con territorios permanentes durante todo el año. La mitad de las parejas tienen ayudantes de cría con

una media de 1,8 por pareja. Los ayudantes de cría son jóvenes, normalmente hijos o parientes próximos de los reproductores, que colaboran en la alimentación y defensa del nido. Los machos son los que ayudan con más intensidad y permanecen más tiempo en su territorio de nacimiento, hasta que consiguen su propio territorio o se dispersan para obtenerlo.

Desde el punto de vista genético el beneficio de ayudar a criar hermanos más jóvenes es muy parecido al de criar sus propios hijos (comparten con ambos un grado de parentesco similar). Pero utilizando datos promedio reales, en teoría un arrendajo de matorral ayudante de cría tendría más éxito estableciendo su propio territorio de cría (si pudiera) que ayudando a sus padres, ya que el beneficio neto de ayudar sólo sería 0,14 frente al 0,62 de beneficio neto de criar. Sin embargo estos cálculos han sido simplificados en exceso, ya que no se tuvo en cuenta que:

- La mortalidad de los jóvenes aumenta si crían a edad temprana.
- Los comportamientos de defensa de los ayudantes incrementan la supervivencia de los pollos.
- Permanecer y aportar cebas a las crías, incrementa la supervivencia de los padres, lo que afecta a la eficacia inclusiva del ayudante.
- Ayudar puede servir como adiestramiento, aumentando el éxito de los jóvenes cuando críen por sí mismos.
- Si todos los jóvenes eligieran establecerse y reproducirse se incrementaría enormemente la competencia por sitios de cría.

De cualquier forma, y a pesar de estas observaciones, lo mejor para un joven arrendajo, si encontrara un territorio, sería establecerse y criar. El hecho de que elijan ayudar se debe a que el hábitat está saturado, constituyendo un recurso escaso, de forma que no hay espacio para que los jóvenes se establezcan. Por esta razón, los machos obtienen mayor beneficio permaneciendo con sus padres y ayudándoles a criar, ya que así consiguen algo de eficacia inclusiva, mientras esperan para heredar un espacio de cría. Hecho que se produce más fácilmente si se incrementa el tamaño del grupo familiar, ya que los grupos grandes desplazan a los pequeños e incrementan su territorio de forma que este se puede dividir (fig. 13.15). De todo esto, se desprende la existencia de una serie de factores ecológicos y genéticos que contribuyen a explicar la existencia de los ayudantes de cría.

En otra especie: *Malurus cianeus,* el recurso escaso lo constituyen las propias hembras y como vemos en la figura 13.16, el número de ayudantes aumenta cuando disminuye la proporción de hembras disponibles. Para los machos de esta especie también se cumple la regla de Hamilton, ya que los beneficios esperados de ayudar superan a los de criar, porque el número de pollos esperados si criara debe reducirse en función de la probabilidad de aparearse que es muy baja debido a que las hembras constituyen un recurso escaso.

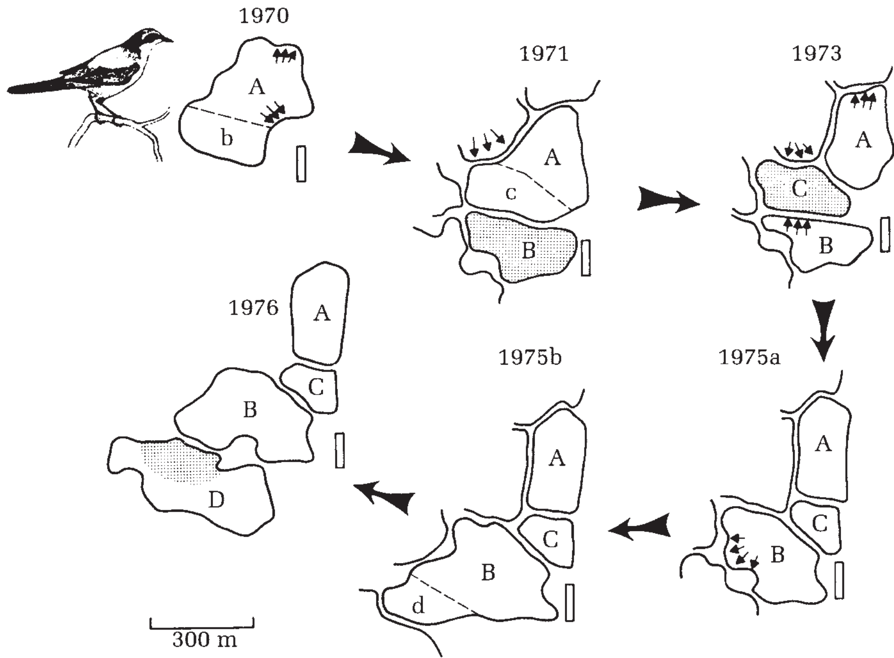


Figura 13.15.–Proceso de división y herencia de territorios en una familia de arrendajo de matorral de Florida (*Aphelocoma coerulescens*) durante un período de seis años (Woolfenden y Fitzpatrick, 1978). Las áreas sombreadas B, C y D corresponden a terrenos heredados respectivamente, por dos hijos y un nieto de la pareja original que ocupaba el territorio A.

Otra evidencia de la actuación de la selección por parentesco en los ayudantes de cría la tenemos en *Manorina melanophrys*, donde se aprecia una relación directa entre grado de parentesco y número de visitas al nido para aportar alimento (tabla 13.2).

Tabla 13.2.–Relación entre el número de visitas por hora y el grado de parentesco en *Manorina melanophrys*.

Relación de parentesco	*Grado de parentesco*	*Visitas por hora*
Padre	1/2	6,85
Abuelo	1/4	3,33
Padre	1/2	10,41
Medio hermano	1/4	4,82
Hermano completo	1/2	3,23
Medio sobrino	1/8	0,22
Hermano completo	1/2	1,98
Medio sobrino	1/8	2,08
Hermano completo	1/2	3,40
Medio tío	1/8	0,73

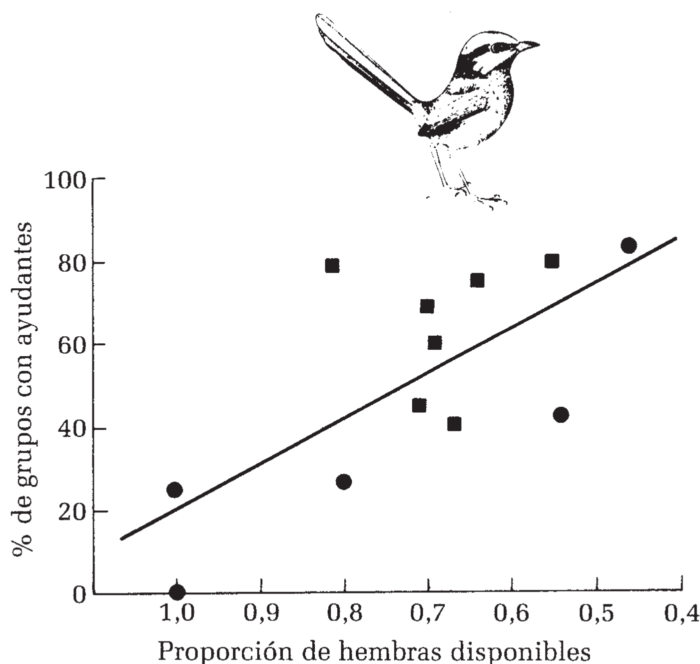


Figura 13.16.–Correlación positiva entre frecuencia de ayudantes machos y disminución en la disponibilidad de hembras en dos especies de malúridos (Rowley, 1981): *Malurus cianeus* (círculos) y *M. splendens* (cuadrados).

Un estudio reciente de Shigemoto Komeda, Satoshi Yamagishi y Masahiro Fujioka (1987), ha puesto de manifiesto la existencia de cría cooperativa en el rabilargo (*Cyanopica cyana*) en una región central del Japón. Los ayudantes parecen ser individuos jóvenes, que en algunos casos visitan varios nidos, incluso con tanta frecuencia como los propios padres. Aunque no se dispone aún de datos al respecto, dado que esta especie forma grupos estables a lo largo del año (Hosono, 1968), que crían en agrupamientos con nidos muy próximos (Redondo *et al.,* 1990), es previsible que el grado de parentesco entre los individuos de un grupo sea muy elevado. Quizá en esta especie no sea aplicable la hipótesis de la saturación del hábitat y se hacen necesarios estudios más profundos sobre sus condiciones ecológicas y genéticas.

13.7. Otros mecanismos de evolución de comportamientos altruistas y cooperativos: altruismo por retorno de beneficio

Hasta aquí hemos visto una serie de comportamientos altruistas dirigidos siempre hacia individuos emparentados, que han podido evolucio-

nar merced al mecanismo de la selección por parentesco. El problema se plantea cuando observamos comportamientos altruistas o cooperativos dirigidos hacia no parientes, y en ocasiones, incluso a otras especies.

Para que estos comportamientos evolucionen debe existir algún tipo de beneficio para el actor, que supere al coste invertido. Trivers (1985) se refiere a este hecho llamándolo «Altruismo por retorno de beneficio». Bajo este concepto Trivers (1985) engloba dos mecanismos con matices distintos. En el primero al que denomina propiamente «altruismo por retorno de beneficio», el acto «altruista» realizado por el actor determina de alguna manera el retorno de beneficio para el actor, beneficio que ha de ser mayor que el coste inicial. El segundo mecanismo, al que denomina «altruismo recíproco» o «reciprocidad», sería un caso especial de altruismo por retorno de beneficio, donde el receptor en respuesta elegiría actuar a su vez de forma altruista.

Por nuestra parte, dentro del altruismo por retorno de beneficio, trataremos de mostrar las diferencias existentes entre estos dos mecanismos, que consideramos netamente diferenciados, y a los que denominaremos: Altruismo recíproco o reciprocidad (también cooperación) y Beneficios indirectos (también conocido por pseudo-altruismo).

13.8. Altruismo recíproco

Se ha observado entre los babuinos (*Papio anubis*) subadultos, que un individuo se ocupa de distraer al macho dominante mientras otro intenta aparearse con alguna hembra, sucediendo esto entre individuos no emparentados (casos similares ocurren en especies más próximas a nuestro entorno como el ciervo e incluso el gallo doméstico).

En los murciélagos hematófagos *Desmodus rotundus* cuando un individuo vuelve al refugio después de haber comido, es frecuente que regurgite parte de la sangre que ha ingerido para que coman otros compañeros de refugio, hecho que ocurre tanto entre parientes como no parientes.

La evolución de este tipo de comportamientos hacia no parientes se ha explicado en base a una posible reciprocidad, de modo que el individuo altruista espera recibir un beneficio mediante un acto similar por parte del actual receptor en un futuro encuentro (Trivers, 1971).

Estos comportamientos ocurren en sistemas sociales donde la probabilidad de sucesivos encuentros entre los mismos individuos es alta, por ejemplo en grupos sociales más o menos estables, o dentro de un mismo refugio como en *Desmodus.*

La cuestión que se suscitó y tardó varios años en resolverse fue que en una población de individuos que practican altruismo recíproco, podría aparecer un individuo que practicase una estrategia mutante consistente

en no realizar actos altruistas y sólo recibir los beneficios de los demás. Dado que sólo obtendría beneficios y ningún coste, y estos beneficios se traducirían en éxito reproductivo. Al ser su éxito muy superior a los demás sus genes se extenderían rápidamente, de forma que la población final estaría formada sólo por individuos no altruistas. Esto implicaría que este tipo de cooperación o reciprocidad no sería evolutivamente estable.

El diseño de un modelo que explicara la estabilidad evolutiva de la reciprocidad tardó en llegar, y sólo fue posible con el establecimiento del concepto de *estrategia evolutivamente estable* y la aplicación de la teoría de juegos –desarrollada fundamentalmente por los economistas Von Neumann y Morgenstern (1944)– a los procesos evolutivos (véase capítulo 9).

Concretamente, el problema del altruismo recíproco se puede plantear mediante un juego conocido como «el dilema del prisionero». Básicamente, consiste en dos jugadores que pueden desertar o cooperar, estableciéndose premios a la elección de uno y otro que van condicionados por el comportamiento del otro jugador. Se deben cumplir unas reglas en cuanto a la magnitud de los premios (fig. 13.17). Estos premios deben entenderse en magnitud de éxito reproductivo para el actor. Si hay un solo encuentro la única estrategia posible es desertar, porque los premios son siempre mayores que cooperando. De esto se deduce que la cooperación no puede evolucionar si no se repiten los encuentros.

Asumiendo que existe una determinada probabilidad de que los individuos vuelvan a interaccionar en el futuro, ¿podría evolucionar la cooperación?, ¿mediante qué estrategia concreta?: ¿cooperar siempre, alternar una vez cada opción, u otro tipo de estrategia?

Fueron Axelrod y Hamilton (1981) los que realizaron una simulación del juego mediante ordenador, incluyendo diferentes jugadores que practicaban distintas estrategias (hasta un total de 62). Repetían el juego varios millones de veces, de modo que aquella estrategia que conseguía más puntos, aumentaba su presencia y acababa desplazando a las demás.

		JUGADOR B	
		coopera	deserta
JUGADOR A	coopera	R=3 Recompensa cooperación mutua	S=O Sanción por «primo»
	deserta	T=5 Tentación para desertar	P=1 Penalización por deserción mutua

Figura 13.17.–El juego del «dilema del prisionero» (Axeirod y Hamilton, 1981). Se muestran las diversas recompensas al jugador A en función de la elección del jugador B con valores numéricos ilustrativos.

Las distintas estrategias elegidas fueron remitidas a los autores del ensayo, desde distintos países y procedentes de muy distintos campos del saber. Pero, finalmente, la que siempre se impuso desplazando a todas las demás, resultó ser una de las más simples. Dicha estrategia se denominaba TIT FOR TAT (TFT en abreviatura), que en castellano se podría traducir por el refrán popular: *«hoy por ti, mañana por mí»*, o mejor *«sembrar para recoger».* Aunque si no se devuelve el favor se puede convertir en *«donde las dan las toman».*

La estrategia TIT FOR TAT consistía en primero cooperar, y después hacer lo mismo que el otro jugador había hecho en el movimiento anterior. Por tanto, según este modelo la reciprocidad en forma de una estrategia basada en el «recuerdo» del resultado de la interacción anterior puede evolucionar y mantenerse estable a la explotación de otras posibles estrategias. Existen evidencias empíricas de la existencia de un reconocimiento individual y del recuerdo de interacciones pasadas, por lo que la estrategia TFT no tendría problema en evolucionar.

Wilkinson (1984) comprobó que el altruismo recíproco de la regurgitación de sangre en los vampiros (*Desmodus rotundus*) se ajustaba al modelo TFT, ya que:

- Ocurre entre individuos no emparentados (también ocurre entre parientes) que son compañeros de refugio, lo cual asegura la posibilidad de futuros encuentros.
- Los donantes reconocen el engaño, y no regurgitan para aquellos que no han actuado recíprocamente en anteriores encuentros.
- Se cumple que el beneficio de recibir ayuda es mayor que el coste para el donante. Como podemos apreciar en la gráfica de la figura 13.18, la ganancia en horas hasta la inanición es mayor para el receptor, que el retroceso en esa misma escala para el donante, para una misma cantidad de alimento recibida o cedida respectivamente.

Muy recientes estudios (Dugatkin, 1991, y Dugatkin y Alfieri, 1991), parecen poner de manifiesto la existencia de la estrategia TIT FOR TAT en el pez guppy *Poeciia reticulata.* En contextos de comportamiento de inspección de un predador, identifican y recuerdan a los coespecíficos más predispuestos a la cooperación, y posteriormente, eligen estar en su proximidad en los encuentros futuros.

13.9. Beneficios indirectos

Ciertos comportamientos observados entre individuos de una misma especie pero no parientes, o incluso de distintas especies, en los que no se

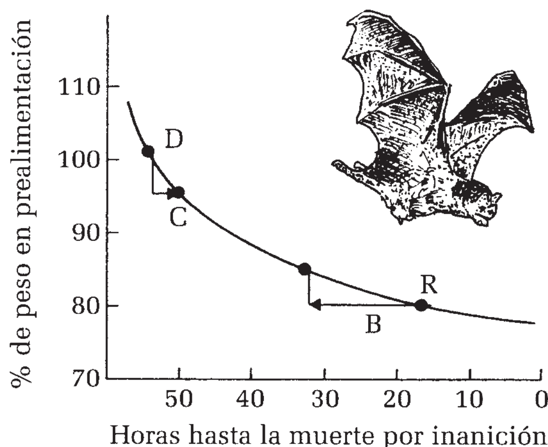


Figura 13.18.–Altruismo recíproco en vampiros *Desmodus rotundus* (Wilkinson, 1984). La pérdida de peso después de donar alimento sigue una curva exponencial negativa, produciéndose la muerte por inanición cuando el peso de pre-alimentación alcanza sólo el 75% en el crepúsculo. El beneficio B expresado en incremento de horas hasta la muerte por inanición es mayor para el receptor R, que el coste C expresado en retroceso en esa misma escala para el donante D, para una misma cantidad de alimento del 5% en peso, cedida o recibida.

apreciaba ninguna aparente reciprocidad por parte del receptor, revelaron la existencia de un nuevo mecanismo de evolución de los comportamientos altruistas o cooperativos.

Uno de los ejemplos que mejor ilustra este tipo de mecanismo es el del pez *Labroides dimidiatus.* Estos peces limpiadores viven en arrecifes coralinos, y deben su calificativo al hecho de que eliminan ectoparásitos y restos alimenticios de la boca, agallas y piel de varias especies de peces «hospedadores» (denominados así porque los limpiadores llegan a introducirse en su boca). Los *Labroides* tienen colores llamativos que utilizan junto a una especie de danza para advertir de su presencia a sus hospedadores, ya que de otra manera, en base a la enorme diferencia de tamaño, podrían ser confundidos con presas. Los hospedadores, en respuesta, adoptan a menudo una postura de aparente trance mientras los limpiadores realizan su tarea. Esta sería una simple interacción de tipo simbiótica: el hospedador se beneficia de eliminar parásitos y el limpiador obtiene gran cantidad de alimento. Pero el hecho peculiar que nos interesa, radica en que el hospedador presenta un comportamiento altruista frente al limpiador. Este consiste en que si durante la operación de limpieza aparece un predador del hospedador, éste en lugar de huir inmediatamente, pierde cierto tiempo en avisar a su limpiador, con movimientos bucales y del cuerpo, para que salga y se ponga a salvo. El coste de este acto para el hospedador es evidente pues pierde un tiempo antes de huir que incrementa el riesgo de ser predado. Pero ¿cuál es el beneficio?

Dado que se trata de miembros de distintas especies, obviamente el parentesco queda descartado como explicación. Tampoco existe reciprocidad: el limpiador no actúa recíprocamente con otro acto altruista. Lo que ocurre en este caso es que existe un beneficio indirecto para el hospedador que supera el coste del acto altruista. El beneficio indirecto radica en la garantía de, una vez pasado el peligro, ser limpiado de nuevo por el mismo *Labroides*.

Otro caso interesante, y esta vez entre individuos de una misma especie, es el de *Turdoides squamiceps,* que es un ave que vive en grupos estables dentro de territorios comunitarios en diversas zonas de oriente medio. Es frecuente que algunos individuos dominantes, cedan comida y aseen a otros subordinados, con los que no están emparentados, llegando incluso a expulsarlos para relevarlos en tareas de vigilancia. Lo curioso del caso es que no se observa reciprocidad: los subordinados nunca alimentan ni relevan a los dominantes (Zahavi, 1977a).

Todo ese aparente derroche de altruismo, constituye una sofisticada estrategia cuyo fin último es mantener el estatus jerárquico, para de esta forma, ser elegidos con posterioridad por las hembras, que atienden al rango de dominancia para decidir con quien se aparean. Las hembras basan su elección en esos comportamientos altruistas ya que constituyen señales fiables de aptitud del macho que no sólo es capaz de mantener su estatus jerárquico, sino que además se permite «regalar» los recursos sobrantes a los subordinados.

El beneficio de estos machos radica precisamente en que las hembras los eligen como pareja. En consecuencia los altos costes de tales comportamientos altruistas quedan compensados y superados por dicho beneficio que supone el incremento en la capacidad de reproducción.

Así pues, estos beneficios indirectos o pseudo-reciprocidad (Connor, 1986) no requieren de un ajuste al modelo TFT, ya que se producen por otras razones que no implican respuesta costosa por parte del receptor, es decir sin reciprocidad altruista.

13.10. Resumen

La existencia de comportamientos altruistas y cooperativos, difíciles de explicar desde la perspectiva de la selección natural de Darwin, ha despertado gran interés en las tres últimas décadas. Se han tratado de aportar respuestas o mecanismos que puedan explicar la estabilidad evolutiva de estos comportamientos sin contravenir la teoría de la selección natural.

Wynne-Edwards propuso la existencia de la selección de grupo. Aunque existen importantes objeciones teóricas y evidencias empíricas en su

contra, actuó como revulsivo al provocar una gran controversia y despertar el interés del mundo científico. En oposición a la selección de grupo, Hamilton propone que lo importante son las copias de los genes, y dado que los portadores de mayor número de copias de genes de un individuo son sus parientes, enuncia el concepto de eficacia biológica inclusiva, es decir el éxito reproductivo individual más el debido al de sus parientes, siempre en función del grado de parentesco.

Hemos descrito cómo se realiza el reconocimiento de parientes y cómo puede funcionar la selección por parentesco, presentando algunas de las principales evidencias de la evolución de los comportamientos altruistas y cooperativos a través de la selección por parentesco, deteniéndonos en el caso extremo de los insectos eusociales.

Existen también otros comportamientos altruistas que se han seleccionado por mecanismos (no excluyentes, en ocasiones, de la selección por parentesco), tales como el altruismo recíproco o reciprocidad, cuya estabilidad evolutiva responde al modelo denominado TIT FOR TAT; o el mecanismo de beneficio indirecto, donde no existe reciprocidad por parte del receptor, que se engloba con el anterior dentro del llamado altruismo por retorno de beneficio.

Los comportamientos altruistas se podrían definir como actividades que implican para el actor un coste en términos de su eficacia darwiniana. Aunque el significado en castellano de la palabra altruismo es: «diligencia en procurar el bien ajeno aún a costa del propio», este concepto utilizado en etología conlleva la paradoja de que la pérdida para el actor en eficacia darwiniana, se ha seleccionado merced al «egoísmo») de los genes, ya que el balance final que obtiene dicho sujeto es positivo, atendiendo a su eficacia biológica inclusiva (que incluye la probabilidad de paso de copias de los genes de forma indirecta).

En la naturaleza puede existir también el «verdadero» altruismo, que implica una pérdida en eficacia biológica inclusiva, pero se trataría de comportamientos maladaptativos que ocurren de manera esporádica y no pueden evolucionar, ya que los genes que tienen efectos perjudiciales en cuanto a su eficacia en producir copias de sí mismos, acaban desapareciendo por definición.

Resumiendo de forma gráfica lo anterior, un individuo puede extender sus genes en futuras generaciones (fig. 13.19) no sólo a través de la reproducción, sino mediante una serie de comportamientos hacia otros cuyos mecanismos de evolución hemos descrito.

Estos mecanismos son:

- La selección por parentesco: si se realizan actos altruistas hacia parientes se puede incrementar la eficacia inclusiva.

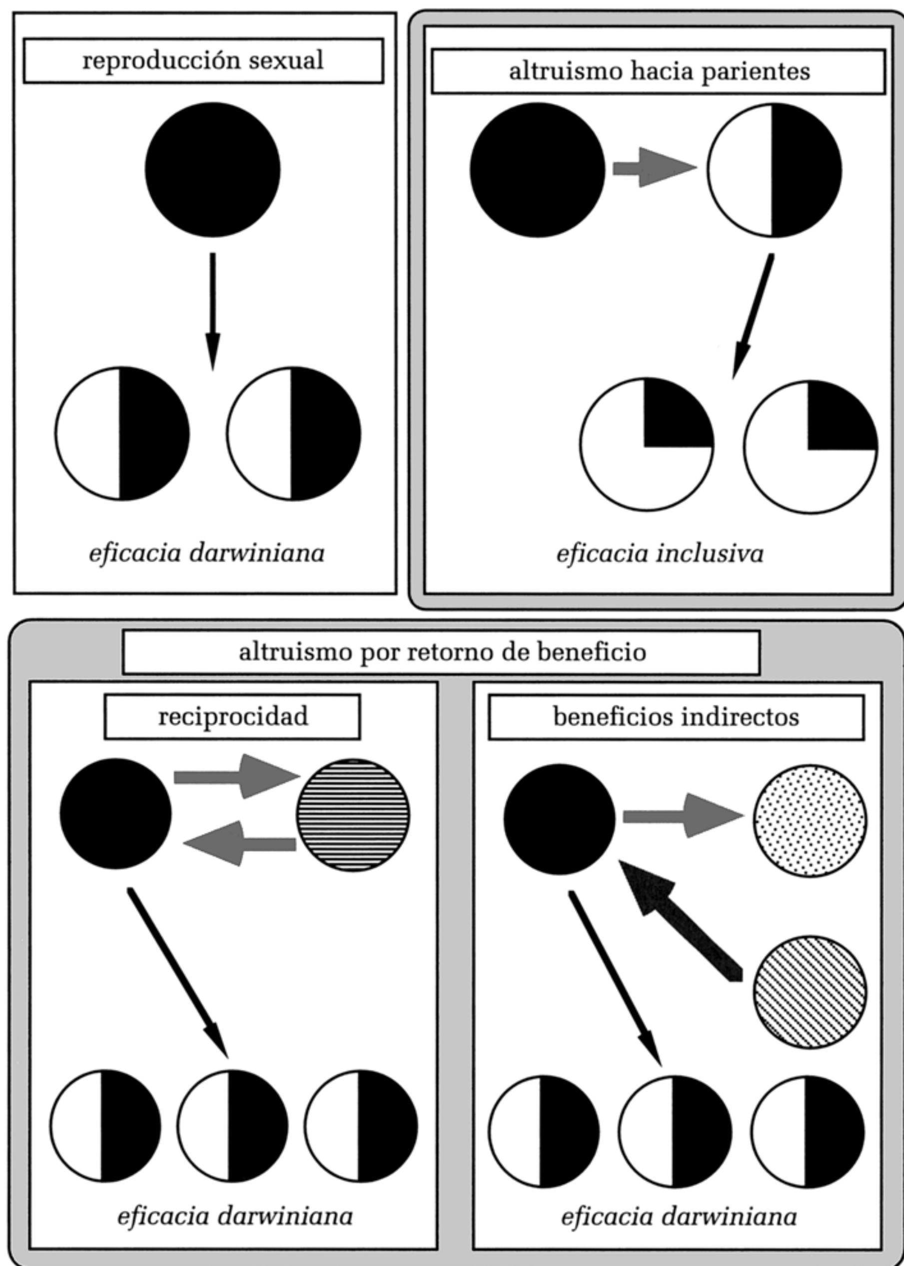


Figura 13.19.–Esquema resumen que muestra los distintos mecanismos evolutivos, descritos en este capítulo, mediante los cuales un individuo puede extender sus genes en futuras generaciones, realizando comportamientos «altruistas» hacia otros. Explicación en el texto.

- La reciprocidad: si un individuo realiza un acto beneficioso para otro y este le devuelve el favor, puede incrementar su éxito reproductivo o eficacia darwiniana.
- Los beneficios indirectos: al realizar un comportamiento beneficioso para un individuo, se obtiene otro tipo de beneficio de forma indirecta que se traduce en un aumento del éxito reproductivo.

Por todo ello, los comportamientos altruistas y cooperativos se pueden considerar, desde un punto de vista genotípico, comportamientos egoístas, donde el fin último, en todos los casos, es extender el máximo número de copias de genes a las siguientes generaciones, bien incrementando el éxito reproductivo individual o eficacia darwiniana, o bien algún otro componente de la eficacia biológica inclusiva.

Capítulo 14

Reproducción

JUAN CARRANZA

14.1. Introducción

La reproducción es el medio por el cual los seres vivos producen copias directas de su material genético. Una copia del material genético es colocada en una envoltura más o menos compleja, que ella misma contribuye a construir y que solemos llamar individuo.

El predominio de unos modelos vivos sobre otros a lo largo del tiempo está basado en la reproducción diferencial, como ya vimos en el capítulo 7. Un ser vivo puede ser considerado como un elemento del cual se valen los genes que van dentro de él para perpetuarse en el tiempo. Esto lo consiguen pasando a otros elementos vivos (en forma de copias) conforme sus portadores se van gastando como consecuencia de la actividad vital. A este proceso le llamamos reproducción.

Para un gen que viaja dentro de un elemento vivo, lo realmente importante es conseguir que su portador sea capaz de producir otros elementos donde puedan viajar en el tiempo nuevas copias de ese gen. Todas las actividades que un gen promueva en su elemento portador serán «buenas» (es decir favorecidas por la selección natural) tanto en cuanto contribuyan a aumentar la probabilidad del gen de perpetuarse a lo largo de las generaciones.

La propia reproducción y las actividades vitales orientadas en último término a ella, son las que «desgastan» a los seres vivos. Existe entonces un balance en términos evolutivos entre dedicar esfuerzo a reproducirse, aunque se produzca un desgaste que disminuya la longevidad, o a tratar de disminuir el desgaste y sobrevivir más tiempo. Puesto que una situación hipotética de mínimo desgaste no llevaría a una longevidad infinita ni por supuesto a un aumento en la frecuencia de copias que hiciera pre-

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 341-362. 1994.

dominar a esos genes en la población, la selección favorecerá el desgaste en pro de la reproducción. No obstante, la «decisión» evolutiva que sí permanece es la que afecta a la distribución en el tiempo de la inversión en reproducción. Es decir, emplear el esfuerzo de una vez en un único intento reproductivo (animales semélparos) o repartirlo en muchos pequeños intentos a lo largo de la vida (animales iteróparos; ver capítulo 17).

La medida de esta reproducción, el éxito reproductivo, es la herramienta con la que obtenemos una aproximación a la eficacia biológica, entendida como la habilidad de un organismo de producir copias directas de los propios genes. Esta eficacia biológica es un componente fundamental de la eficacia biológica inclusiva, en la cual está realmente basada la supervivencia de los genes a lo largo de las generaciones. La eficacia inclusiva, como hemos visto en el capítulo 13, considera además de la reproducción propia, las copias de genes producidas mediante la inversión en individuos parientes.

En este capítulo analizamos el fenómeno de la reproducción desde el punto de vista funcional o adaptativo. Nos centraremos en la reproducción sexual no sólo por ser la más universalmente extendida, sino sobre todo por ser la que tiene más y más interesantes implicaciones en el comportamiento.

14.2. Reproducción y sexo

Para producir descendientes, la manera más simple y probablemente la primera que ocurrió, consiste en desprender parte del propio cuerpo, con la dotación genética completa, que tras un período más o menos complejo de desarrollo o crecimiento de lugar a un nuevo organismo completo (fig. 14.1).

La reproducción sin sexo, o asexual, ocurre en multitud de organismos tales como bacterias, muchas plantas y numerosas especies de animales. Incluso unos pequeños lagartos del sudoeste de los Estados Unidos se reproducen asexualmente. Los adultos *Cnemidophorus uniparens* producen huevos que se desarrollan sin fecundar y producen individuos genéticamente idénticos a su «madre». No hay machos. Aunque los términos

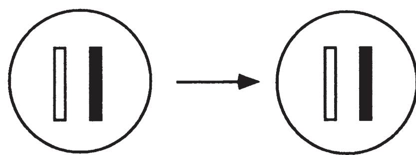


Figura 14.1.–El modo más simple de reproducción es la asexual, en la cual el material genético (representado por las barras blanca y negra) se duplica y se rodea de un nuevo individuo portador (hijo) idéntico a su progenitor.

macho y hembra sólo son aplicables a situaciones de reproducción sexual y además anisogamética como veremos más adelante, en este caso sí podemos hablar con propiedad de hembras y de la ausencia de machos ya que se trata de una asexualidad secundaria, es decir, que ha evolucionado a partir de ascendentes sexuados. La especie emparentada *C. tigris*, por ejemplo, se reproduce sexualmente, pero *C. uniparens* posiblemente por alguna razón adaptativa ha adoptado la asexualidad.

Aunque el modo de reproducción asexual existe en multitud de organismos, es evidente que la reproducción sexual predomina ampliamente en la naturaleza. Estamos perfectamente familiarizados con el hecho de que dos «partes» llamadas gametos, de dos individuos diferentes, tengan que unirse para que se produzca la reproducción. Este mecanismo, en principio más complicado que el asexual, es tan frecuente que incluso la mayoría de los ejemplos de reproducción asexual corresponden a organismos cuyos ciclos de vida incluyen también en algún momento reproducción sexual.

La reproducción sexual consiste en que el individuo, en lugar de poner toda su dotación genética en la célula que dará origen al nuevo individuo, pone sólo la mitad de esa dotación genética, necesitando «ponerse de acuerdo» con otro individuo que ponga la otra mitad (fig. 14.2).

La existencia de la reproducción sexual, por obvia que nos pueda parecer tras un tratamiento superficial, es uno de los grandes problemas con que se ha enfrentado la biología evolutiva. Y a él dedicaremos una

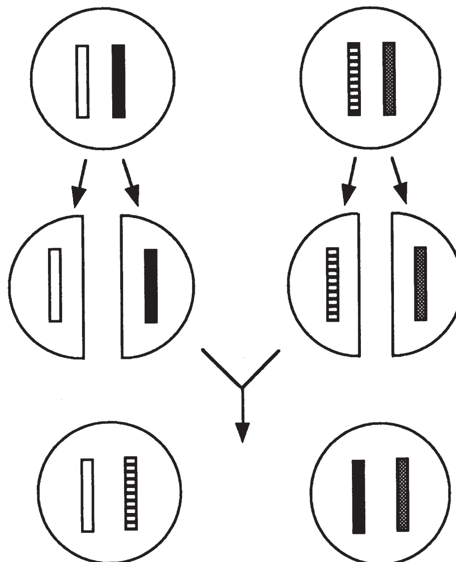


Figura 14.2.–Representación esquemática de la reproducción sexual. Cada individuo participante hace pasar al hijo la mitad de su material genético.

buena parte del presente capítulo, bajo el epígrafe «El costo del sexo», ya que se trata de un hecho crucial para comprender correctamente las implicaciones de la sexualidad.

14.3. El costo del sexo

14.3.1. Origen del sexo y de la anisogamia

En el estudio del comportamiento desde el punto de vista funcional o adaptativo vemos al animal como un fenotipo cuyas actividades van encaminadas a favorecer la presencia de sus genes en la siguiente generación. Podemos entender que actividades no ya como cortejo, apareamiento, cuidado parental, etc., sino también las demás actividades por triviales que parezcan van encaminadas a favorecer en último término la producción de copias de aquellos genes que inclinan a los fenotipos a hacerlas. Se ha comprobado incluso la existencia de comportamientos óptimos en cosas aparentemente nimias como el número de gusanos que un estornino debe transportar en cada vuelo al nido, o el tiempo preciso que un animal debe permanecer en una fuente de alimento antes de abandonarla aunque todavía quede una cierta parte del recurso (capítulo 8); y parece hoy claro que esta precisión en el comportamiento ha debido ser seleccionada en base a la repercusión que pueda tener en la efectividad con que los genes se copien.

Sin embargo, lo que puede parecer extraño desde este mismo punto de vista es que cuando el animal llega al momento de reproducirse, si lo hace mediante reproducción sexual, produce un hijo que lleva sólo la mitad de sus genes (la otra mitad proceden de otro animal). Parece algo absurdo que aquellos mismos genes que se han ocupado de que el animal afine su comportamiento para explotar su medio con la máxima eficacia posible, y han sido capaces de hacer que ese fenotipo atraviese con éxito todo el proceso de desarrollo hasta el momento de la reproducción, acepten ahora en el último momento una probabilidad sólo del 50% de pasar al genotipo del hijo. Esta reducción en la probabilidad de copiarse con respecto a la que tendrían mediante reproducción asexual es lo que se ha venido llamando costo del sexo, y ha hecho difícil comprender cómo han podido extenderse unos genes que promueven la reproducción de los organismos por el método sexual.

Pero para entender en qué consiste realmente este costo hay que detenerse algo más en el problema.

Los seres vivos con doble dotación cromosómica (2n) pudieron aparecer por múltiples razones en la historia de la vida en la Tierra, y no tenemos en la actualidad manera alguna de probar cómo ocurrió realmente. No obstante, no resulta difícil imaginar que la asociación íntima de dos or-

ganismos haploides pudiera en alguna ocasión conferir ventajas para el conjunto de genes, ya que el resultado fenotípico de la interacción de ambos genomas sería completamente nuevo. Además de las posibles ventajas adaptativas debidas a la novedad que supone el nuevo genoma diploide, una ventaja importante, quizás la más decisiva, pudo ser al principio la posibilidad de reparar errores o daños en el ADN gracias a la duplicidad del material genético (Maynard Smith, 1978a).

El nuevo organismo diploide podría ahora hacer una copia idéntica a él mediante reproducción asexual, o más bien, separarse en dos partes que en cierto modo recordarían sus ancestrales orígenes, de modo que cada una de ellas se uniese con otra mitad procedente de otro individuo. Esta posibilidad de combinar «mitades», junto con los fenómenos de sobrecruzamiento y recombinación, constituyen la característica fundamental del sexo. Las combinaciones producen como resultado la aparición de individuos completamente nuevos. Alguno de estos nuevos «modelos» o «prototipos» podría poseer un éxito reproductivo bastante alto. Otros lo tendrían bastante bajo, pero si el éxito reproductivo del conjunto de los descendientes de un ser sexual, en promedio, supera al éxito reproductivo (intermedio y poco variable) de uno asexual, el método sexual sería favorecido por la selección natural.

Pensemos en los orígenes de la vida en la Tierra. Es imaginable que existieran multitud de ambientes por colonizar, a la vez que aquellos que habían sido colonizados estarían cada vez más saturados por seres idénticos, fruto de reproducción asexual. Los cambios originados por las combinaciones sexuales serían la oportunidad de producir seres capaces de colonizar nuevos ambientes, con lo cual es fácil imaginar un éxito reproductivo muy alto para algunos de los nuevos seres producto del sexo. Otras ventajas, además de ésta, han sido también descritas para explicar cómo la selección puede favorecer el sexo frente a la asexualidad, pero las trataremos más adelante.

Volvamos ahora a considerar qué hay acerca del mencionado costo del sexo. Fijémonos en la figura 14.3 considerando la superficie de los círculos como proporcional a la cantidad de energía que puede un organismo invertir en la producción de descendientes. Si nuestro hipotético ser diploide se separa en dos mitades y cada una de ellas se une a otra mitad de otro individuo, habría producido dos hijos con los que estaría relacionado con probabilidad 0,5. Esto equivale a tener un hijo con el que estaría relacionado con probabilidad 1 (las dos mitades de inversión juntas). La única diferencia radica en el hecho de que las copias de los genes de un individuo en la siguiente generación están separadas o juntas, lo que carece en absoluto de importancia en términos evolutivos (no provoca cambios en las frecuencias génicas a lo largo de las generaciones). Con lo cual, el sexo en sí mismo no implica un costo evolutivo, siempre que la inversión

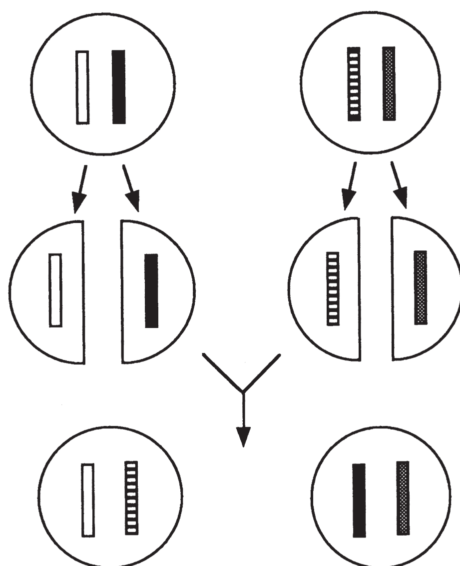


Figura 14.3.–Reproducción sexual isogamética. Cada participante contribuye con la mitad del presupuesto necesario para la «construcción» de los descendientes. Entre los dos cuentan con un presupuesto doble de modo que producen un número doble de hijos en cada uno de los cuales ponen la mitad de su material genético. En términos de copias de genes, para cada individuo es equivalente a producir la mitad de descendientes cada uno de ellos con una copia completa de su material genético, como ocurriría mediante reproducción asexual.

que se necesite realizar para sacar adelante a un hijo sea la mitad que con el procedimiento asexual (ya que la otra mitad la pone otro individuo).

Este tipo de reproducción sexual, en la cual se producen dos gametos iguales en tamaño, se denomina isogamia.

Pero volvamos a la historia evolutiva. En el momento en que esas dos mitades (gametos) deben encontrarse y unirse para que comience la formación del descendiente, se establecen unas condiciones que provocan un nuevo fenómeno evolutivo, y que ha sido descrito por Parker, Baker y Smith (1972). El éxito a corto plazo de un gameto depende de las posibilidades de encontrar a otro y de llevar a cabo el proceso de desarrollo. Este propósito se puede conseguir mediante dos estrategias opuestas. Una de ellas consiste en tener suficientes nutrientes almacenados como para poder sobrevivir durante un largo período de espera hasta que se produzca el encuentro con el otro gameto y que queden además nutrientes para el proceso de desarrollo. La otra posibilidad es que el gameto sea muy móvil de modo que aumente la probabilidad de encontrarse con otro, aunque esto implique tener menos tiempo de vida ya que hay que llevar pocos nutrientes que restarían movilidad. A nivel del organismo productor de esos gametos, la primera estrategia consistiría en concentrar todos los nutrientes disponibles en uno o unos pocos gametos grandes,

y la segunda en producir un altísimo número de gametos pequeños y móviles. La producción en elevado número es un factor a añadir en favor del aumento en la probabilidad de encontrar al otro gameto.

El éxito de una estrategia depende de la existencia de la otra. Los gametos pequeños deben unirse a gametos grandes, ya que la unión de dos pequeños carece de los nutrientes necesarios para el desarrollo del embrión. El éxito de los gametos grandes, especializados en llevar gran cantidad de nutrientes y prácticamente sin movilidad, depende también de que los móviles lleguen hasta ellos (fig. 14.4).

De este modo se produce un proceso de selección disruptiva, la cual a partir de un hipotético tamaño intermedio de gametos, favorecería las alternativas grande y pequeña, y penalizaría los gametos intermedios demasiado grandes para ser móviles y demasiado pequeños para resistir la espera y llevar a cabo con éxito los primeros pasos del desarrollo.

La reproducción sexual en la que ocurren ambos tamaños de gametos se denomina anisogamia, y sexos masculino y femenino a los productores de gametos pequeños (espermatozoides) y grandes (óvulos) respectivamente. La diferencia de tamaño entre ambos gametos puede ser extremadamente alta. Sirva como ejemplo que el óvulo de una vaca es unas 20.000 veces mayor que el espermatozoide de la especie, pero aún mayor es la diferencia en la especie humana, donde la relación es de 1 a 250.000 (fig. 14.5).

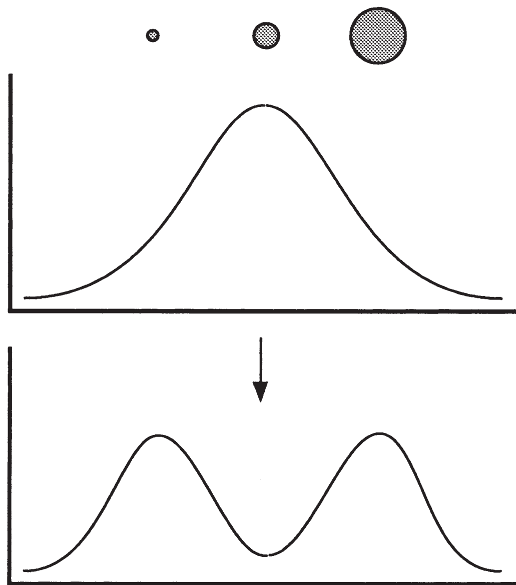


Figura 14.4.–Hipotética evolución divergente que partiendo de un tamaño intermedio de gametos (isogamia) favoreció las estrategias opuestas consistentes en tamaño grande con gran reserva de nutrientes y tamaño pequeño y móvil (anisogamia).

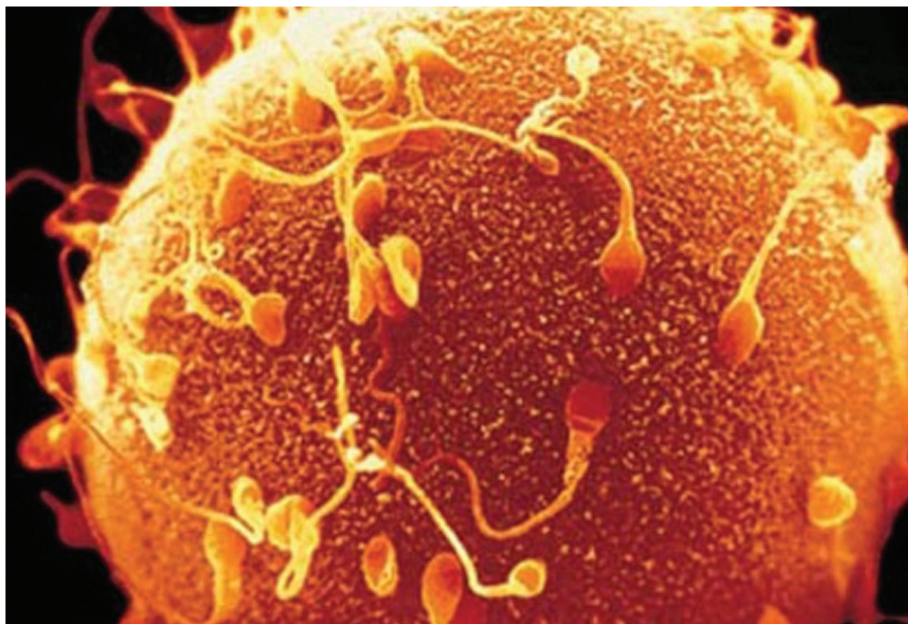


Figura 14.5.–Vista de la superficie de un óvulo cubierta de espermatozoides. La selección divergente hacia la anisogamia dio origen a la enorme diferencia en tamaño y morfología.

Una vez que el proceso reproductivo sexual ha evolucionado hacia la anisogamia, ocurre como consecuencia que la inversión en el zigoto en forma de nutrientes procede únicamente del gameto femenino. Esto significa que una hembra estará invirtiendo en cada zigoto el doble de lo que invertiría en condiciones de asexualidad, lo que podría significar una reducción del 50% de su éxito reproductivo (fig. 14.6). Los machos, en promedio, también sufren esta reducción, ya que dependen de las capacidades de las hembras de producir descendientes. La condición de inversión compartida que citamos al hablar de isogamia ha desaparecido, con lo cual aparece una reducción en las posibilidades de éxito reproductivo de los individuos sexuales, es decir un costo del sexo frente a la asexualidad.

Si pensamos en el «bien» de la población la anisogamia no interesa, ya que provoca una reducción en la productividad. Sin embargo, el hecho de que en una población de gametos intermedios se desarrollen ambas estrategias que dan lugar a los dos tamaños de gametos, parece ser algo inevitable en la mayoría de las circunstancias. Diríamos por tanto en ese caso, que la isogamia no es evolutivamente estable, ya que es una estrategia que resulta rápidamente invadida por el equilibrio evolutivamente estable que supone la existencia simultánea de gametos grandes y pequeños. La evolución de la anisogamia es por tanto una prueba del predominio de la selección actuando a nivel de los genes de un individuo, y en contra del

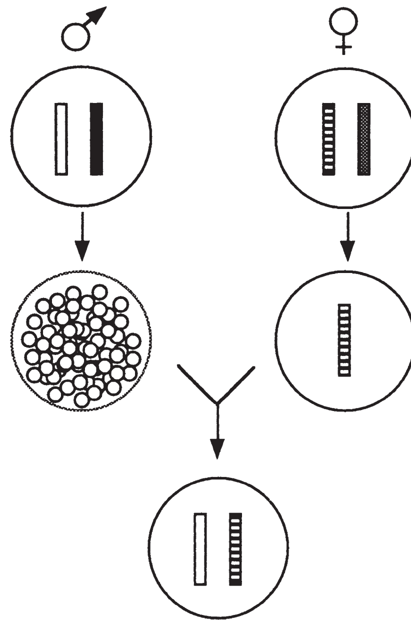


Figura 14.6.–Reproducción sexual anisogamética. El productor de gametos pequeños (macho), emplea la estrategia consistente en la búsqueda activa de apareamientos, para lo cual emplea su presupuesto en producir un gran número de gametos que aumenten sus posibilidades de conseguir fecundaciones. Por el contrario, el productor de gametos grandes (hembra) emplea la estrategia de dotar a sus poco numerosos gametos de gran cantidad de nutrientes que aseguren su supervivencia y la del embrión. El resultado es que la producción de descendientes se realiza a partir del presupuesto de la hembra, con lo cual sólo se pueden producir la mitad de los que se producirían en isogamia. A esta reducción del 50% se le denomina costo del sexo.

«bien de la especie», idea ésta que fue calurosamente defendida en época ya histórica (Wynne-Edwards, 1962, 1986).

El costo del sexo, si nos fijamos detenidamente, radica en el hecho de que existen individuos (machos) cuyos gametos sólo «inyectan» material genético pero no son productivos en el sentido de contribuir a la formación de la materia viva de los descendientes. Y sobre todo radica en el hecho de que, en la mayoría de los casos, aproximadamente la mitad de los individuos de una población sexual suelen ser machos. Expresado en términos más gráficos, en una población hipotética formada por un 50% de mutantes sexuales anisogaméticos y otro 50% de asexuales, en la siguiente generación los hijos de los asexuales serían el doble que los de los sexuales.

14.3.2. La proporción de sexos

Dado que un espermatozoide cuesta mucho menos de producir que un óvulo, un único macho podría, en general, producir un número de

espermatozoides suficiente para fecundar a miles o incluso millones de hembras. Si en la población hipotética anterior los individuos sexuales fuesen todos hembras excepto uno o muy pocos machos, los descendientes de los sexuales y de los asexuales serían prácticamente los mismos. El costo por tanto es realmente debido a la existencia de un alto número de machos. Por esta razón algunos autores llaman al costo del sexo «costo de producir machos».

Lo anteriormente descrito es tan evidente, que ha sido puesto en práctica desde siempre por los criadores de ganado. Estos, para maximizar el número de terneros producidos no mantienen un 50% de machos y hembras, sino un alto número de vacas y uno o unos pocos toros sementales.

Pero, ¿por qué en la naturaleza no se emplea este procedimiento para reducir el costo del sexo? Uno podría imaginarse que si una población adoptara esta estrategia aumentaría su productividad, de modo que todas las poblaciones con equilibrio macho-hembra serían rápidamente desplazadas. Sin embargo la realidad es que lo más frecuente es encontrar un equilibrio en los sexos cercano a 1:1.

La existencia de esta proporción 1:1 es una consecuencia inevitable de la selección natural actuando a nivel de los genes de un individuo, y uno de los argumentos más claros en contra de las hipótesis que defendieron la actuación de la selección a nivel de grupos o especies. La estrategia de producir muchas hembras y pocos machos no es evolutivamente estable. Teniendo en cuenta la circunstancia obvia de que todo descendiente producido es hijo de algún macho y alguna hembra, en una situación de abundancia de las hembras respecto a los machos el éxito reproductivo promedio del sexo masculino será mayor que el del femenino. Por tanto, una hembra en esas circunstancias esperaría un mayor éxito reproductivo para su descendiente si éste es macho que si es hembra, es decir, haría mejor produciendo un macho lo cual tendería a restablecer la proporción 1:1. El mismo argumento es obviamente aplicable en el caso de una desviación hacia machos. En general, una hembra siempre esperaría mayores beneficios invirtiendo en el sexo más raro. Aunque en contra del «bien» para el conjunto de la población, la selección a nivel individual reestablecería cualquier desviación del punto de equilibrio (ver demostración en el capítulo 9).

En este razonamiento, debido a Fisher (1930), no influye en absoluto el hecho de que un macho pueda fecundar a muchas hembras. Si existe igual número de machos que de hembras, el hecho de que unos machos sean padres de una alta proporción de las crías producidas implica que los otros necesariamente se habrán de repartir la paternidad de la proporción restante, y el éxito reproductivo promedio de ambos sexos será el mismo.

En contra de este argumento adaptativo podríamos decir que la proporción 1:1 es simplemente el resultado de la división meiótica. Sin em-

bargo la acción de determinados genes podría teóricamente alterar esta proporción meiótica por diversos procedimientos tales como distinta supervivencia de los gametos portadores del cromosoma X o Y, distinta permeabilidad de las paredes del óvulo hacia los espermatozoides portadores de cromosomas X o Y, distintas probabilidades de aborto para embriones de uno u otro sexo, etc. (Maynard Smith, 1978a). Aunque todos los procesos anteriores son difíciles de comprobar empíricamente, el que de uno u otro modo la proporción de sexos realmente se altera es un hecho, según iremos viendo más adelante, y por tanto la explicación simplista del inevitable resultado meiótico no es válida.

El argumento de Fisher no es exactamente como lo hemos expuesto, sino que va un poco más lejos. Cuando uno de los sexos es más costoso de producir (por ejemplo, si los machos nacen con más peso que las hembras), el equilibrio 1:1 no se establece en cuanto a número, sino en cantidad de inversión en ambos sexos, es decir, costo de producir un macho por el número de machos será igual al costo de producir una hembra por el número de hembras producidas:

$$\mathrm{Cm}\ M = \mathrm{Ch}\ H \tag{1}$$

La razón es la siguiente: un animal que va a invertir en descendientes debe maximizar el éxito reproductivo esperado (beneficio) por cada unidad de inversión (costo). Con otras palabras: si un macho cuesta el doble de producir que una hembra (Cm = 2Ch), no se debería producir un macho hasta que el éxito reproductivo promedio de este sexo fuese el doble que el de las hembras, es decir cuando el número de hembras fuese el doble que el de machos (H = 2M), lo cual cumpliría la ecuación (1), ya que sustituyendo Cm y H: 2Ch M = Ch 2M.

Los datos sobre dos especies de avispas debidos a Metcalf (1980) apoyan esta idea. En *Polistes metricus* las hembras son más pequeñas que los machos, mientras que en *P. variatus* ambos sexos son de tamaño similar. De acuerdo con la predicción, la proporción de sexos en la primera población está desviada hacia hembras y no en la segunda, manteniéndose una inversión 1:1 en ambas.

Pero el equilibrio 1:1 no siempre se mantiene; y la teoría de Fisher relativa a la evolución de la proporción de sexos encuentra su mejor apoyo, paradójicamente, al analizar aquellas circunstancias que provocan una desviación en la inversión 1:1.

Proporción de sexos en condiciones de competencia local por el apareamiento

La fuerza selectiva que hace que las hembras tengan que producir machos, está basada en el hecho de que cuando éstos escasean, el éxito reproductivo promedio de este sexo es mayor. Esto es así debido a que

en esa situación la mayoría de los machos podrían aparearse con varias hembras, y entonces interesa producir machos que puedan tener la oportunidad de acceder a esos apareamientos extra, arrebatándoselos a otros.

Pero imaginemos que una hembra que va a producir su prole, lo va a hacer en un lugar en el que no existen otros individuos de su especie. En el siguiente paso generacional tendrá lugar una competencia entre hermanos por el apareamiento. Esta hembra progenitora conseguiría mayor número de nietos dedicando la mayor parte de su inversión a producir hembras y produciendo sólo el número de machos necesario para garantizar que todas queden fecundadas. Producir más machos sería inversión perdida, ya que no aumentarían el número de nietos, lo que por otra parte podría conseguirse dedicando esa inversión a producir más hembras.

La competencia local por el apareamiento hace que se produzcan desviaciones hacia hembras en la proporción de sexos, tanto más acusadas cuanto mayor es el grado de parentesco esperado en que se va a desarrollar la competencia por el apareamiento en la siguiente generación. Un bonito ejemplo de este hecho, descrito por Werren (1980), es el caso de la avispa parásita *Nasonia vitripennis*, que pone los huevos en pupas de moscas como *Sarcophaga bullata*. Si únicamente una avispa parasita una pupa, ocurrirá una alta competencia entre hermanos. A medida que sea mayor el número de avispas que coloquen sus puestas en la misma pupa, la competencia entre hermanos irá disminuyendo. Conforme a lo esperado, se observó que la primera avispa producía una puesta en la cual sólo el 8,9% eran machos. La segunda avispa que llega a una pupa ya ocupada, si pone pocos huevos éstos deberían ser predominantemente machos ya que la primera produjo casi exclusivamente hembras, pero si el número de los huevos de la segunda avispa predomina con respecto a los de la primera, la competencia entre hermanos es mayor, con lo cual se tenderá a disminuir el número de machos (fig. 14.7). De acuerdo también con lo esperado, a igualdad de tamaño de puesta, la proporción de machos aumenta conforme aumenta el número de hembras diferentes que parasitan a un mismo hospedador (Werren, *1983;* fig. 14.8).

Los lemmings (*Myopus schisticolor*) pueden producir una proporción de sexos de 1:3 por un mecanismo muy particular. Los cromosomas sexuales de los machos son XY, pero hay dos tipos de hembras XX y YX*. El cromosoma X* es un X pero que contiene unos determinados genes que durante el desarrollo inhiben la acción del Y, y además impiden la formación de gametos con el cromosoma Y de manera que todos los que se producen son X*. Esto provoca la producción de tres hembras por cada macho. El cromosoma X parece que se mantiene debido a las ventajas que incluso para los genes de los demás cromosomas tiene la producción de más hembras en los momentos de endogamia que ocurren en los lemmings en los años malos, cuando las poblaciones quedan condensadas en densos núcleos aislados (Trivers, 1985).

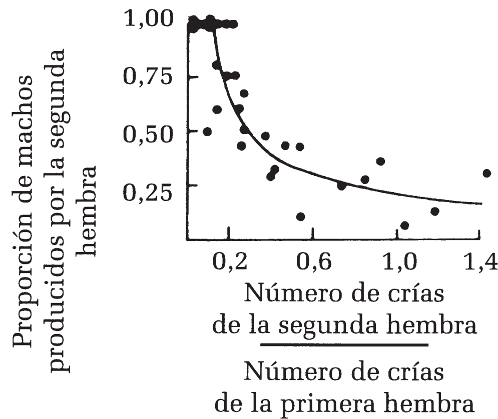


Figura 14.7.–Proporción de machos producidos por la segunda hembra de *Nasonia vitripennis* al poner huevos en un hospedador, en función de la proporción que representan los huevos de esta segunda hembra con respecto a los que puso la primera. La línea indica los valores que maximizan su eficacia inclusiva. Obsérvese el buen ajuste entre los valores observados y la curva teórica (de Werren, 1980).

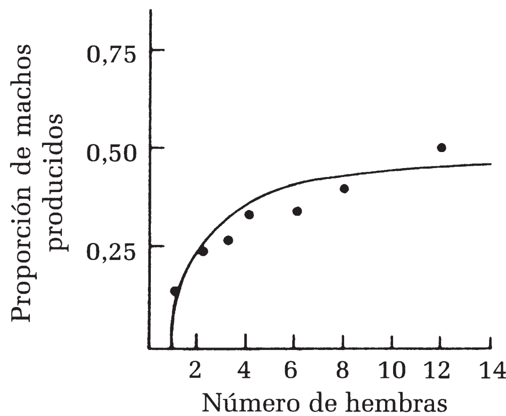


Figura 14.8.–La proporción de machos que se producen, en función del número de hembras de *Nasonia vitripennis* que comparten un mismo hospedador. De nuevo los valores observados se corresponden con la curva teórica de máxima eficacia inclusiva, asumiendo un mismo tamaño de puesta para todas las hembras (de Werren, 1983).

Proporción de sexos en condiciones de competencia o colaboración local por los recursos

Cuando uno de los sexos al alcanzar el estado adulto tiende a quedarse junto a los padres, su efecto sobre éstos puede ser de competencia por los recursos o de colaboración con los padres por ejemplo en las labores de cría (ver capítulo 13). Para los padres el valor de ese sexo disminuirá o aumentará respectivamente en estos casos, y por tanto es esperable que

ajusten su inversión en ambos sexos teniendo en cuenta también este parámetro.

En el *Galago crassicaudatus*, un prosimio de Sudáfrica, los machos se dispersan como es la norma general en los mamíferos, y las hembras se quedan en el área de campeo de las madres donde compiten con ellas por los recursos. Anne Clark (1978) encontró en esta especie una proporción de sexos desviada hacia machos.

En numerosas especies de aves en las que existen ayudantes de cría, éstos convierten al sexo al que pertenecen (generalmente masculino, ver capítulo 13) en más valioso para sus padres, y suelen darse desviaciones en la proporción hacia el sexo de estos ayudantes (Emien *et al.,* 1986).

Proporción de sexos según las condiciones de la madre

A veces el éxito reproductivo esperado produciendo un hijo o una hija son distintos por causas intrínsecas a la madre, como por ejemplo su condición física, estado nutricional, etc. En general, cuando las condiciones de la madre son mejores cabe esperar que el éxito reproductivo esperado de la cría producida sea mayor. Esta relación va a depender de la influencia que el estado de la madre ejerce sobre la cría, influencia que puede ser muy variable según las especies, y para los hijos de uno y otro sexo.

En aquellas especies en las cuales los machos compiten por conseguir múltiples apareamientos (especies poligínicas) la varianza en el éxito reproductivo de los machos es más alta que en el caso de las hembras, como se verá más adelante (capítulo 15). En estas circunstancias, el aumento en éxito reproductivo de machos y hembras según la intensidad de un carácter sobre el que la madre pueda ejercer su influencia (p. ej., peso al nacimiento) será según la figura 14.9. Si las condiciones de la madre son

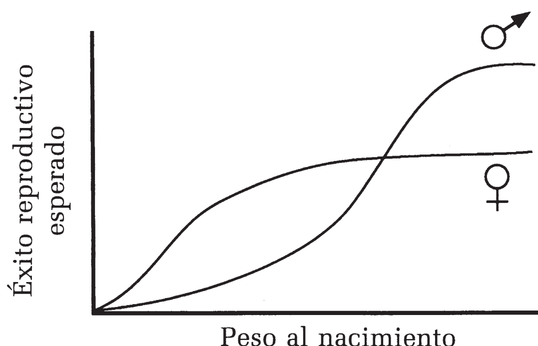


Figura 14.9.–La cantidad de inversión que la hembra pone en la cría repercute de distinto modo en el éxito de las crías según el sexo de éstas. En una especie poligínica el éxito reproductivo de los machos es más variable en función de sus condiciones físicas que el de las hembras, con lo cual una madre que puede gastar mucho en la cría debería producir un macho, y en caso contrario una hembra.

buenas de modo que puede esperar producir un descendiente por encima de la media, haría mejor produciendo un macho. En caso contrario haría mejor produciendo una hembra.

Para el ciervo común (*Cervus elaphus*) se ha comprobado que las hembras dominantes (y por tanto mejor alimentadas) producen preferentemente machos. Otras circunstancias que favorecen el estado nutricional tales como que el año sea de buena producción vegetal, que la hembra no haya criado el año anterior (y por tanto se haya desgastado menos), etc., producen igualmente desviaciones de la proporción de sexos hacia machos (Clutton-Brock *et al.*, 1986).

A veces la influencia de la madre es de otro tipo. En *Macaca mulata,* por ejemplo, la influencia de la madre sobre los hijos es menor que sobre las hijas, ya que los machos se dispersan mientras que las hembras permanecen en el grupo y heredan el rango social de la madre. En estas circunstancias, el beneficio de heredar el rango se perdería si se produce un macho pero no si se produce una hembra. Las hembras dominantes harían mejor por tanto produciendo hembras, como de hecho ocurre (Gomendio *et al.,* 1990).

Desconocemos el mecanismo fisiológico mediante el cual ocurren estas desviaciones en la proporción de sexos en mamíferos, lo cual es frecuente para muchos de los procesos que se han encontrado tras formular hipótesis basadas en la teoría evolutiva, pero no por ello la evidencia de que realmente ocurre es menos sólida. Es esperable que en un futuro la fisiología encuentre el mecanismo inmediato a través del cual la selección ha favorecido la capacidad, ya puesta en evidencia, de desviar la proporción de sexos.

Volveremos sobre este tema al analizar el cuidado parental en el capítulo 17.

14.3.3. La inversión posterior a la fecundación

Intencionadamente y por razones de simplicidad, hemos equiparado hasta aquí la inversión que un animal realiza en descendientes, al tamaño de los gametos que produce. Esto no es falso para aquellos animales en los que lo único que los progenitores aportan a sus descendientes son los gametos (por ejemplo, en peces que carecen de cuidado parental, etc.), pero hay otros muchos casos en los que esto no es así. Está claro que lo que cuesta producir una cría en el caso, por ejemplo, de un mamífero poco tiene que ver con el tamaño de los gametos. Sin embargo, en muchos grupos zoológicos la inversión posterior a la fecundación la sigue haciendo mayoritariamente la hembra. Los mamíferos son de nuevo un ejemplo especialmente ilustrativo con los procesos de preñez y lactancia. Como veremos en el próximo capítulo, existen razones que hacen que debido a la anisogamia, la inversión posterior a la fecundación siga correspondiendo a la hembra.

Cuando la hembra aporta la mayor parte de la inversión post-gamética, los razonamientos empleados para relacionar la anisogamia con el costo del sexo siguen siendo válidos. En algunas especies, sin embargo, la aportación del macho es similar a la de la hembra. La monogamia es frecuente por ejemplo en aves, ocupándose ambos progenitores de las tareas de incubación y ceba. En otras especies los machos aportan nutrientes a la hembra, que ésta utiliza para la formación de los huevos, por ejemplo los regalos nupciales (presas que el macho captura y ofrece a la hembra durante la cópula) en *Hylobittacus apicalis,* o la transferencia de espermatóforos ricos en nutrientes en especies como por ejemplo *Conocephalus nigropleurum.* En otros casos el regalo es parte del propio cuerpo del macho o incluso el cuerpo completo en los llamados «regalos suicidas» que ocurren por ejemplo en *Mantis spp* y numerosas especies de arácnidos. La evolución de estos fenómenos de transferencia de nutrientes parece estar impulsada por la exigencia de las hembras que únicamente aceptan apareamientos con aquellos machos que garantizan los correspondientes aportes nutritivos.

En los casos en que ambos sexos contribuyen de modo similar a la inversión parental, la situación es como la descrita para la isogamia. Es decir, una hipotética reproducción asexual no doblaría el éxito reproductivo de los padres. El sexo, por tanto, no es costoso en condiciones de inversión compartida; al menos en el sentido principal del costo del sexo, es decir, el mencionado 50% de reducción que se deriva de la existencia de machos que no invierten (fig. 14.10).

Como veremos en el próximo capítulo, hay especies en las que son las hembras las que dejan las labores de inversión parental a los machos. En estas especies muchas de las características que reconocemos como propias de uno y otro sexo aparecen invertidas como consecuencia del cambio de papeles. En estos casos la falta de inversión de las hembras provoca una situación de costo con respecto a la asexualidad o a la isogamia, debido no a la existencia de machos sino de hembras.

Como vemos, el reparto de tareas de inversión hace que en muchas especies sexuales anisogaméticas carezca de sentido hablar de costo del sexo, pero la situación de inversión no compartida es frecuente, por lo que la existencia de ese tipo de reproducción sexual requiere de una explicación. Para encontrarla hemos de preguntarnos sobre las ventajas que puede conllevar la reproducción sexual.

14.4. Ventajas del sexo

El efecto más claro de la reproducción sexual es crear nuevas combinaciones de genes. La meiosis proporciona dos fuentes de variabilidad: en primer lugar el sobrecruzamiento que mezcla trozos de cromosomas homólogos, y en segundo lugar la segregación de cromosomas que ocurre

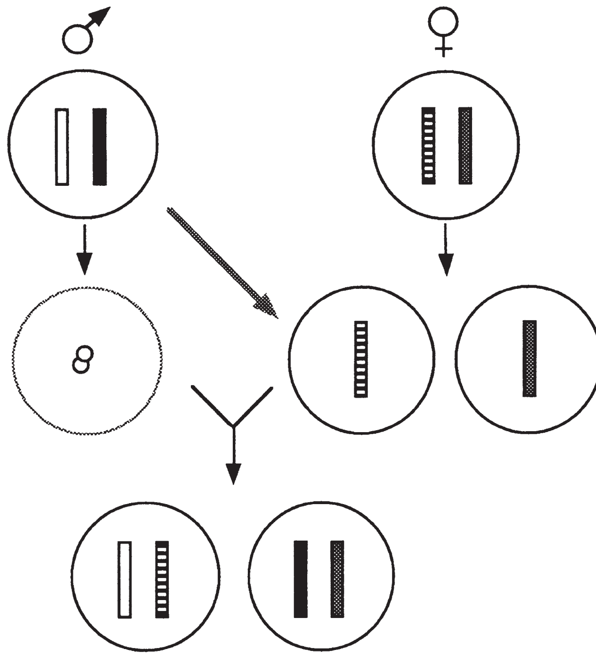


Figura 14.10.–Cuando el macho contribuye a la inversión parental, esto puede traducirse en un aumento en las posibilidades de la pareja para producir descendientes. La situación de inversión compartida es en este sentido similar a la de la anisogamia, ya que el presupuesto de inversión no es sólo el que se emplea en la formación de los gametos, sino todo el necesario para llevar a las crías hasta el grado de desarrollo que permita su independencia. En esta situación no se incurre en el 50% de costo del sexo.

al distribuirse aleatoriamente los cromosomas homólogos en los dos gametos haploides, para posteriormente unirse a gametos de otros individuos, portadores de conjuntos diferentes de genes.

La redistribución de cromosomas homólogos y la singamia (fusión de gametos) son procesos cuya existencia no resulta sorprendente una vez asumida la existencia del sexo. El sobrecruzamiento, sin embargo, parece especialmente diseñado para aumentar aún más las posibilidades de crear nuevas combinaciones de genes. Por estas razones es opinión generalizada que los beneficios del sexo deben radicar precisamente en esta aparición de nuevas combinaciones, aunque el por qué esto supone un beneficio capaz de contrarrestar un 50% de costo, aún no está del todo claro.

Antes de continuar hemos de prestar atención a una consideración importante. En relación al sexo existen dos problemas diferentes. Por un lado su origen evolutivo, y por otro su mantenimiento. En cuanto al origen, la explicación que ofrecimos más arriba relativa a la unión de dos seres haploides, debida a Maynard-Smith (1978a) puede ser válida, ya que en el origen el sexo no es costoso si asumimos que existía isogamia. El problema

real comienza cuando existe distinto tamaño de gametos y el macho no contribuye en la inversión parental. Este sería por tanto un problema relativo a cómo puede mantenerse la reproducción sexual anisogamótica.

Las explicaciones que se han aportado han sido muchas y muy diversas:

1. Los cambios que ocurrieran en el medio ambiente requerirían para adaptarse a ellos una velocidad de cambio evolutivo que las poblaciones asexuales no podrían alcanzar. Las poblaciones sexuales poseen mayor capacidad de cambio y por tanto mayor potencial evolutivo. En estas circunstancias las poblaciones sexuales predominarían sobre las asexuales. Estas ideas, sin una explicación basada en beneficios a nivel individual, fallan en proporcionar una razón para la estabilidad evolutiva de la estrategia sexual. El «bien del grupo» no podría impedir que se extendieran los genes responsables de la reproducción asexual si confieren beneficios a corto plazo a sus portadores.

2. Otra explicación a nivel de grupo debida a Muller (1964) se basa en la idea de que las poblaciones asexuales acumulan las mutaciones deletéreas, las cuales pueden ser fácilmente eliminadas gracias a las combinaciones de genes en una población sexual. Como evidencia se han aportado los resultados de los experimentos de Wright (1977) con varias especies de invertebrados que normalmente alternan la reproducción sexual y asexual. Los lotes (poblaciones) en los que no se permitía la fase sexual y sólo se reproducían por partenogénesis declinaban rápidamente en éxito reproductivo e incluso se extinguían, aparentemente debido a la aparición de mutantes letales. Estas explicaciones tienen varios problemas. En primer lugar, el demostrar beneficios a nivel de grupo, no basta para explicar la estabilidad evolutiva. En segundo lugar, una explicación basada en ocultar cambios (los cuales son frecuentemente perjudiciales) no parece plausible para un proceso (el sexual) cuya característica principal es la de producir cambios. En una población asexual el individuo con una mutación perjudicial simplemente tendría menos éxito reproductivo, lo cual eliminaría la mutación. Por último, la evidencia experimental basada en organismos con reproducción alternante no es útil para comprobar posibles desventajas de la asexualidad, ya que partimos de un genoma diploide sometido a selección con existencia de reproducción sexual, de modo que pueden existir particularidades como por ejemplo alelos recesivos, que mediante la reproducción sexual mantienen oculta su influencia negativa, y que privados de la recombinación darían lugar rápidamente a homozigotos recesivos que podrían ser letales.

3. Segregación de cromosomas y mantenimiento del sexo en poblaciones diploides: esta idea, debida a Kirpatrick y Jenkins (1989), sostiene que la segregación de cromosomas homólogos y posterior unión tras la fecundación, puede ser un potente mecanismo para unir en homozigosis a mutaciones favorables (asumimos que una mutación favorable aumenta su efecto

positivo en homozigosis). Si ocurre una mutación favorable en un alelo, para que ésta ocurriese en homozigosis en un organismo asexual, tendría que producirse la misma mutación de nuevo en el alelo homólogo. La sexualidad, y concretamente la segregación de cromosomas, uniría copias de esa mutación con mucha más rapidez. Esta explicación puede ser válida para el mantenimiento del sexo una vez que los organismos son ya diploides.

4. Cambios en el medio ambiente: la idea de previsión de cambios en el medio ambiente puede enfocarse desde el punto de vista de ventajas para el individuo. Si el medio es muy cambiante, podría ser ventajoso para un individuo producir hijos distintos a él. Si el medio ambiente para las futuras generaciones va a ser diferente al de la actual, es posible que la única forma de esperar mantener el éxito reproductivo sea cambiando las combinaciones genéticas.

Esta cuestión que estamos tocando relativa a la previsión de algo futuro merece una pequeña disgresión. Un gen no puede seleccionarse por el efecto que tendrá en el futuro. Si en el momento actual confiere un costo al que lo lleva será penalizado independientemente de que pudiese ser beneficioso en el futuro. Sin embargo, la «vida» de los genes es mucho más larga que las generaciones y lo verdaderamente importante son los beneficios a largo plazo. Imaginemos un gen que hace que los hijos sean diferentes a los padres en cada paso generacional, lo cual en un ambiente constante puede suponer un costo. Si cada cinco generaciones por término medio, por ejemplo, ocurre un cambio en el medio-ambiente que confiere un alto éxito reproductivo a los portadores de ese gen, de modo que supere a los costos acumulados en las cinco generaciones anteriores, el gen será seleccionado positivamente por sus beneficios netos a largo plazo. Esos beneficios netos dependen de la relación entre los costos con ambiente constante y los beneficios con ambiente cambiante, y de la frecuencia de esos cambios ambientales.

El problema de esta explicación de cambios en el medio ambiente es que los medios no parecen cambiar tan rápidamente como para contrarrestar el 50% de costo de la reproducción sexual en cada paso generacional. Al menos como para que esta explicación sirva para el fenómeno del sexo en general. No obstante, el efecto del medio cambiante probablemente es cierto y una evidencia de ello la encontramos en las especies con alternancia de reproducción sexual y asexual. Si se puede de algún modo prever cuándo el medio va a ser constante y cuándo va a ser cambiante, lo ideal sería utilizar ambos tipos de reproducción según el caso. Muchos animales y plantas se reproducen asexualmente cuando invaden un hábitat vacío que tratan de colonizar rápidamente, y sexualmente cuando se van a dispersar hacia hábitats nuevos (Williams, 1975). Muchas especies parásitas, por ejemplo, se reproducen asexualmente durante la explosión demográfica dentro de un hospedador, y desarrollan formas dispersantes mediante reproducción sexual.

5. Reducción de la competencia entre hermanos: Williams (1975) y Bell (1982) sugirieron que el éxito reproductivo de un progenitor sería mayor si hace que sus hijos sean diferentes entre sí, ya que de este modo ocuparían nichos ligeramente diferentes unos de otros con lo cual se reduciría la competencia entre hermanos.

6. Cambios en el medio biótico: retomando la hipótesis de cambios en el medio ambiente, si consideramos particularmente el medio biótico, es decir los demás organismos vivos que intervienen en un determinado nicho ecológico, podemos encontrar el modo en que el medio puede cambiar suficientemente como para que la producción de hijos diferentes a los padres compense la reducción debida al sexo. Las relaciones entre organismos que coevolucionan constituye una carrera evolutiva en la cual ambos deben continuar corriendo simplemente para que la relación entre ambos se mantenga igual. Cualquier avance evolutivo en un animal presa impulsará un avance en el predador o éste perderá eficacia en la explotación de esa presa. Lo mismo es aplicable a la inversa, y a especies que compiten, a parásitos y hospedadores, etc. Estas carreras evolutivas para mantener la posición relativa fueron asemejadas por Van Valen (1973) a la carrera de Alicia y la Reina Roja en el relato de Alicia a través del espejo (ver capítulo 11).

La velocidad de esa carrera para una especie es la velocidad de cambio evolutivo, es decir la rapidez con que se producen cambios en las frecuencias génicas. Uno de los factores clave del cual depende esta velocidad es el tiempo de generación. Puesto que los cambios en las frecuencias génicas ocurren mediante la reproducción, un tiempo de generación corto permitirá más rapidez de cambio. Cuando en esa carrera participen especies con tiempos de generación muy distintos, el mantenerse a la altura de la otra será especialmente problemático para la de tiempo más largo. El mejor ejemplo de esta situación son las relaciones entre parásitos y sus hospedadores. Algunos parásitos y patógenos tienen tiempos de generación tan cortos que podrían pasar cientos o incluso miles de generaciones dentro de un mismo individuo hospedador. Durante ese tiempo estarán sufriendo un proceso evolutivo mediante el cual irán afinando sus capacidades de explotar la bioquímica del hospedador. Si el hospedador ahora se reproduce asexualmente producirá un hijo idéntico a él, al cual podrán pasar todas esas «legiones» de parásitos y patógenos para continuar otra serie de generaciones perfeccionando aún más sus capacidades de explotarlo. Hamilton (1980) mostró mediante un modelo matemático cómo, en esa situación, existe una correlación negativa entre el éxito reproductivo asociado a un carácter en una determinada generación y el éxito del mismo carácter en la generación siguiente. El único modo de mantener la aptitud frente a los seres de gran capacidad de cambio evolutivo es producir hijos con una bioquímica algo diferente a la de los padres. El sexo podría ser el mejor aliado de los organismos de largo tiempo de generación. En una

situación de presión de parásitos y patógenos la variabilidad debida al sexo puede producir un aumento en el éxito reproductivo de los hijos que compense incluso el famoso 50% de costo.

Varias evidencias parecen apuntar en favor de esta idea:

a) La distribución de las especies sexuales y asexuales en la naturaleza: En aquellos ecosistemas que se encuentran en etapas más avanzadas de la sucesión ecológica y tienen por tanto mayor grado de complejidad y un nivel más alto de competencia biótica, el predominio de las especies sexuales es mayor (tabla 14.1).
b) Especies con sexualidad intermitente: En Rotíferos y Cladóceros, por ejemplo, la fase sexual ocurre en el momento de máxima densidad de población (o poco después), lo cual suele corresponderse con el momento de máxima presión de parásitos (Trivers, 1985).

14.5. Resumen

La reproducción sexual predomina en la naturaleza, aún conllevando un costo en términos de disminución de la eficacia biológica. Este costo es debido a la existencia de un sexo que no invierte (generalmente los machos). En muchos casos este costo se reduce cuando ocurre alguna de las condiciones:

– Reducción del número de individuos del sexo que no invierte.
– Inversión compartida por ambos sexos.

En otros casos el costo permanece y es necesario buscar una explicación relativa a las ventajas que hacen que el sexo se mantenga. Las influencias pueden ser múltiples, pero una de las más fuertes parece ser la derivada de la coevolución con especies de alta velocidad de cambio evolutivo.

Tabla 14.1.–Características de las especies que tienden a ser sexuales o asexuales.

Especies sexuales	*Especies asexuales*
Marinas	Dulceacuícolas
Grandes masas de agua dulce	Masas pequeñas de agua dulce
En el mar, a gran distancia de la costa	En el mar, cerca de la costa
Tamaño corporal grande	Tamaño corporal pequeño
Bajas latitudes	Mayor latitud
Baja altitud	Mayor altitud
Ambientes húmedos	Ambientes secos
Áreas poco perturbadas	Áreas más perturbadas
Alta productividad	Baja productividad
Parásitas	De vida libre

Fuente: Bell, 1982.

Capítulo 15

Sistemas de apareamiento y selección sexual

JUAN CARRANZA

15.1. Introducción

La tarea de producir descendientes mediante reproducción sexual, provoca una situación de conflicto entre los dos organismos que participan (macho y hembra). El individuo productor de gametos pequeños puede ser considerado como un auténtico parásito del productor de gametos grandes, ya que consigue producir descendientes aprovechando la energía procedente del otro. Este hecho, como vimos (capítulo 14), causa una disminución en las posibilidades de la hembra de producir descendientes a menos que sea capaz de conseguir que el macho invierta. Admitido el hecho de que los gametos son muy diferentes en tamaño, la cuestión relativa al posible equilibrio en la inversión se plantea con respecto a la inversión post-gamética o cuidado parental.

Ya citamos al hablar del costo del sexo que es la hembra la que tiende, en una mayoría de especies, a seguir aportando la mayor cantidad de inversión post-gamética. Pero ¿Por qué es esto así? La respuesta tiene de nuevo que ver con el tamaño y la diferente especialización de ambos gametos. El gameto femenino ha sido seleccionado, en el proceso de evolución de la anisogamia, para acumular nutrientes y esperar pasivamente la llegada de otro gameto. El gameto masculino, en cambio, se ha especializado en buscar al femenino ya que de ello depende el todo o nada de su éxito. Los avances evolutivos encaminados a «llegar hasta el otro» serán fuertemente favorecidos por la selección natural en los gametos masculinos. La estrategia femenina, por el contrario, se beneficiará de los avances evolutivos relacionados con el mantenimiento y protección del óvulo pero muy poco de algún avance que tuviese que ver con movilidad y búsqueda de otro gameto. Incluso aunque existiera tal beneficio, éste sería mucho más alto para los gametos masculinos. Es decir, la selección

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 363-406. 1994.

actuaría con más fuerza promoviendo la movilidad en los masculinos que en los femeninos. Todo esto no es ni más ni menos que la continuación de la selección divergente que dio lugar a las diferencias entre gametos y que cada vez amplifica más esas diferencias ya que los avances adquiridos hacen más beneficiosos nuevos avances en esa línea y menos cualquier otro en líneas diferentes.

En esta misma dirección, podrían resultar ventajosos para la hembra los cambios orientados a mantener los gametos dentro de ella (obligando al macho a la fecundación interna) de modo que aumente las posibilidades de supervivencia no sólo del óvulo sino del embrión en los primeros estadios del desarrollo.

La anisogamia, con los fenómenos asociados que estamos describiendo, provoca una situación asimétrica entre los dos sexos que hace que en una situación evolutiva de conflicto, en la que uno trata de ahorrar inversión a costa del otro, la hembra suela encontrarse en una posición menos favorable. Esto es debido a que desertar (dejar de invertir para que lo haga el otro) entraña el riesgo de que la cría no salga adelante porque el otro tampoco invierta. Para la hembra, que ha invertido más, esta pérdida conllevaría un costo mayor que para el macho (no por la inversión pasada sino porque ha gastado una parte mayor de su «presupuesto» y por tanto le queda menos). Esto es lo mismo que decir que los beneficios de desertar (esperanza de reproducción futura) serán mayores para el que haya invertido menos, lo que significa que la selección actúa con más fuerza favoreciendo esta estrategia en los machos que en las hembras. No obstante, aunque a primera vista el tema pueda parecer una guerra perdida para las hembras, esta impresión está lejos de la realidad como iremos viendo más adelante.

La situación de conflicto entre sexos en el cuidado parental puede analizarse a la luz de un modelo de teoría de juegos desarrollado por John Maynard Smith (1977), del cual nos ocuparemos más adelante (capítulo 16). Diremos aquí, no obstante, que a ambos participantes les interesa que la descendencia salga adelante, pero obtendrían más beneficios si la inversión necesaria la aporta el otro, ya que ese ahorro puede aumentar sus posibilidades de futura reproducción. Bajo este punto de vista, el desertar sería ventajoso para uno si el otro no hace lo mismo. Es decir el éxito de una estrategia depende de lo que haga el otro participante en el conflicto, y por esta razón el proceso funciona como una contienda que puede ser modelada mediante teoría de juegos.

Las condiciones ecológicas y la historia natural de cada especie modifican los parámetros que intervienen en el modelo resultando en situaciones en las que ambos progenitores cuidan a la descendencia, o bien lo hace uno solo de ellos, sea el macho o la hembra, o incluso no invierte ninguno en el cuidado parental. Esta situación va a ser determinante del sistema de apareamiento que resulte.

15.2. Sistemas de apareamiento

El conjunto de estrategias e interacciones sociales que ocurren entre los individuos de una población sexual y que forman el contexto dentro del cual tiene lugar la unión de los gametos se denomina sistema de apareamiento.

Tradicionalmente se reconocen tres tipos básicos de sistemas de apareamiento: monogamia, poligamia y promiscuidad. La monogamia es un sistema en el cual machos y hembras se aparean únicamente con un individuo del sexo opuesto durante al menos una estación de reproducción. El lazo entre ambos puede tener una duración variable, desde sólo una estación reproductora hasta toda la vida. Un sistema polígamo supone el apareamiento de un individuo con varios del sexo opuesto. Si los machos son los que se aparean con varias hembras se denomina poliginia y en caso contrario poliandria. La promiscuidad se refiere a aquellos sistemas en los cuales cada individuo puede aparearse con varios del otro sexo y estos apareamientos ocurren de un modo más o menos aleatorio. Tanto el término con el que se le denomina como la propia existencia de este último están sujetos a controversia, ya que parece que cualquier sistema analizado en detalle presenta unos patrones de apareamiento no aleatorios.

15.2.1. La Ecología de los Sistemas de Apareamiento

El medio ambiente en el cual un animal desarrolla sus actividades condiciona qué estrategias de comportamiento deber adoptar. Orians (1969) y Emlen y Oring (1977) sugirieron que ciertos factores del medio eran los responsables del grado en que los individuos de un sexo pueden monopolizar a los de otro frente a los rivales del propio sexo, es decir del potencial del medio para la poligamia. Los dos principales factores que favorecen la poligamia, por ejemplo para los machos, son:

1. La distribución espacial de las hembras.
2. La asincronía en el celo entre las hembras.

Si las hembras tienden naturalmente a acumularse espacialmente, debido por ejemplo a la distribución en acúmulos de los recursos alimenticios o a un alto tamaño óptimo de grupo, los machos podrán más fácilmente monopolizar a un acúmulo de hembras, y con ello obtendrán más beneficio, proporcional al número de hembras que lo integran.

Si la mayor parte de las hembras entran en celo a la vez, el tiempo que tarda un macho en completar el apareamiento con una hembra supone una parte mayor del tiempo total en que hay hembras disponibles. Esto significa que mientras él fecunda a una hembra, otras hembras sexualmente activas pueden estar siendo fecundadas por otros machos. Por tanto la asincronía favorece la poligamia, pero hasta un cierto límite. Una

asincronía total hace que la tasa a la cual se encuentran hembras receptivas por unidad de tiempo sea muy baja, con lo cual el costo para el macho de mantenerse activo defendiendo el acúmulo de hembras resulta muy alto.

La influencia de la distribución temporal de las hembras receptivas puede ilustrarse con dos ejemplos de anfibios. El sapo común (*Bufo bufo*) tiene una reproducción denominada explosiva, en la cual todos los apareamientos ocurren en un intervalo de aproximadamente una semana. Esto significa que un macho sólo tiene tiempo para fecundar la puesta de una hembra o como mucho de dos. Sin embargo en la rana toro americana (*Rana catesbiana*), los apareamientos ocurren durante una estación que dura varias semanas, de modo que algunos machos que están situados en lugares más atractivos para las hembras que van a realizar las puestas pueden aparearse hasta con 6 hembras (Wells, 1977).

Los factores ecológicos expuestos, si bien son los más generales, no son los únicos que afectan. Recordemos los parámetros que intervienen en el modelo de Maynard Smith de conflicto sexual. La necesidad de cuidado parental puede ser por ejemplo un factor determinante en contra de la poligamia, a pesar de que en el medio exista potencial para ella.

Pasemos ahora a analizar un poco más en detalle los distintos sistemas de apareamiento.

15.2.2. Monogamia

Los dos progenitores pueden dedicarse al cuidado de la prole cuando las condiciones ecológicas no proporcionan a los machos oportunidades para monopolizar varias hembras, cuando las probabilidades de supervivencia de las crías aumentan mucho mediante el cuidado biparental, o cuando los beneficios esperados de intentar apareamientos múltiples para los machos sean pequeños.

No sólo el ambiente, sino también razones biológicas que podemos denominar los historiales o ciclos vitales de cada especie, influyen en los parámetros anteriores. Así, en taxones como por ejemplo mamíferos, una buena parte de los cuidados están a cargo de la hembra sin que el macho pueda aportar mucho durante la gestación y lactancia, de modo que se favorece el cuidado uniparental y la deserción del macho, y como consecuencia la poliginia. En aves altriciales o nidícolas, por el contrario, el éxito suele depender de las tasas con que el alimento es suministrado al nido, con lo cual un aporte por parte de los dos progenitores se traduce en un aumento considerable de los beneficios. En la especie humana, la receptividad continua y el estro no aparente de la hembra, se han interpretado como mecanismos para confundir al macho en cuanto al momento en que la hembra es fértil. Esto tendría como consecuencia que

el macho no puede prever cuándo serán efectivas las cópulas extra-pareja y por lo tanto disminuye el beneficio esperado de esa estrategia (Halliday, 1980).

15.2.3. Poliginia

Cuando los machos tienen una cierta potencialidad de acceder a más de una hembra, unos conseguirán aparearse con varias y otros quizás con ninguna, es decir se produce una determinada varianza en el número de hembras por macho, lo cual se conoce como grado de poliginia.

Las estrategias mediante las cuales los machos monopolizan hembras pueden ser de distinto tipo:

Defensa de recursos

Cuando los recursos que necesitan las hembras durante la época de apareamiento son limitantes y no están distribuidos uniformemente, las hembras se concentrarán en las áreas ricas en recursos. Los machos pueden aprovechar esta circunstancia. Si consiguen hacerse dueños de un territorio rico es esperable que puedan aparearse con las hembras que utilicen ese territorio. De este modo, por ejemplo, se aparean muchos antílopes africanos, defendiendo territorios en áreas ricas en hierba (Gosling, 1986) y los gamos (*Dama dama*) y ciervos (*Cervus elaphus*) en determinadas áreas de la Península Ibérica (Álvarez *et al.*, 1990; Carranza *et al.*, 1990). Los indicadores de la miel (*Indicator xanthonotus*) defienden colmenas donde las hembras van a comer. Algunos machos pueden de este modo aparearse hasta con 18 hembras mientras otros no se aparean con ninguna (Cronin y Sherman, 1977).

Los recursos que las hembras necesitan no tienen por qué ser únicamente alimento. Las marmotas (*Marmota flaviventris*) defienden madrigueras-nido (Downhower y Armitage, 1971), y los tordos de alas rojas (*Agelaius phoeniceus*), por ejemplo, defienden lugares apropiados para construir el nido (Holm, 1973).

Si el número de hembras que un macho consigue depende de los recursos que hay en su territorio, esto es lo mismo que decir que las hembras se distribuirán por los territorios de acuerdo con los recursos y con la cantidad de hembras que ya existan, con las cuales tendrán que compartirlos. Si imaginamos una serie de hembras que van llegando a los territorios, la primera iría al mejor territorio, y la siguiente iría a otro si la cantidad de recurso de éste es mayor que el 50% de la del primero, y así sucesivamente. Orians (1969) elaboró un modelo denominado «umbral de la poliginia» que simula esta situación (fig. 15.1).

De él se desprenden las siguientes predicciones:

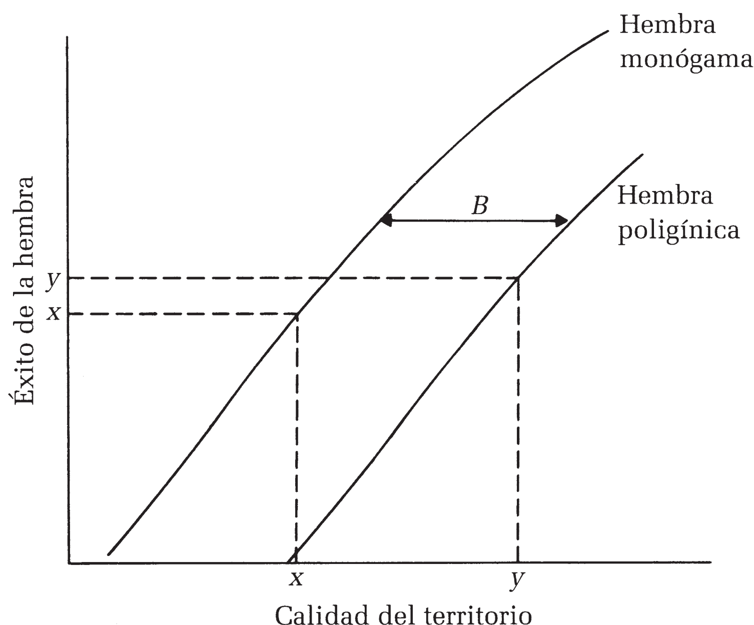


Figura 15.1.–Umbral de la poliginia (de Orians, 1969). El modelo asume que el éxito reproductivo de una hembra que llega al territorio de un macho depende positivamente de la calidad del territorio. Por otro lado, una segunda hembra que llega a un territorio deberá compartir los recursos con la hembra que se estableció previamente, con lo cual se enfrenta a una decisión entre establecerse sola en otro territorio de menor calidad, o compartir el territorio de más calidad. La figura muestra dos curvas paralelas que representan el modo en que crece el éxito reproductivo de la hembra con la calidad del territorio, según que la hembra esté sola (hembra monógama) o comparta el territorio con otra (hembra poligínica). Por ejemplo una hembra haría mejor estableciéndose como segunda hembra en un territorio de calidad Y que como única hembra en uno de calidad X. La diferencia mínima entre calidad de territorios que favorece la poliginia es el umbral B.

1. La poliginia será más frecuente e intensa cuanto más acumulados estén los recursos ya que las diferencias entre la calidad de los territorios serán más marcadas.
2. La calidad del territorio influye positivamente en el número de hembras con las que el macho se aparea.
3. La hembra que decide aparearse con un macho ya apareado debe conseguir al menos los mismos beneficios que si se aparease con un macho libre (fig. 15.2).

No sólo los recursos en sí mismos pueden proporcionar al macho la manera de controlar el acceso a las hembras. Aunque los recursos no estén concentrados y no sean defendibles, puede ocurrir que existan determinadas zonas de paso por donde las hembras acuden a las áreas de recursos. La defensa de estas zonas de paso es una variante de este mismo

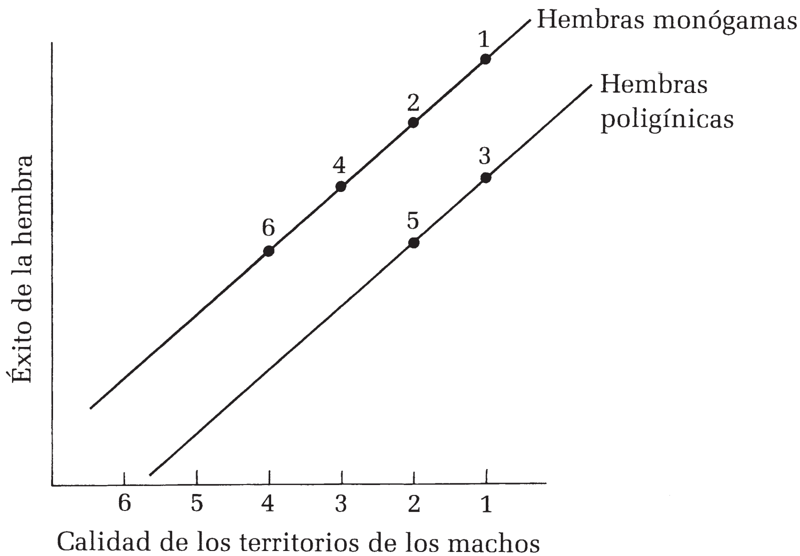


Figura 15.2.–Un ejemplo de cómo hembras sucesivas deberían decidir establecerse en territorios de diferente calidad (del 1 al 6 en el eje horizontal). Los números sobre las rectas paralelas indican el orden en que se esperaría que seis hembras se establecieran. En este caso, dos de los machos serían poligínicos (1 y 2), dos serían monógamos (3 y 4) y dos no se aparearían (5 y 6) (Garson *et al.*, 1981).

sistema, y ocurre por ejemplo en determinadas poblaciones de topi (*Damalis cus lunatus*) o de cebra de Grevi (*Equus grevyi;* Owen-Smith, 1977) o incluso en alguna población de ciervo común (*Cervus elaphus;* Carranza, 1992).

En especies en las que los grupos son muy pequeños o incluso los animales suelen mantenerse aislados unos de otros (animales denominados «solitarios» en contraposición a los llamados «sociales»), los machos difícilmente pueden basar su apareamiento en algún tipo de concentración de hembras, y una posible estrategia puede consistir en defender un área suficientemente grande que incluya las áreas de campeo de varias hembras (o parte de estas áreas). Este parece ser el caso por ejemplo del lince (*Lynx pardina*), por citar una especie ibérica, además de muchas especies de monos cercopitécidos (Clutton-Brock y Harvey, 1977). Estos sistemas, por razones obvias de costo de defensa de un territorio conforme aumenta el tamaño de éste, no suelen producir altos grados de poliginia.

En esta amplia categoría que denominamos poliginia basada en la defensa de recursos, podríamos incluir también los llamados «regalos nupciales» que se tratarán más adelante, tales como presas que el macho captura y ofrece a la hembra durante el apareamiento. El número de apareamientos será proporcional a la cantidad de recursos (número o tamaño de las presas, etc.) que el macho consiga para ofrecer a las hembras.

Defensa de hembras

Cuando los movimientos y uso del espacio por parte de las hembras no proporcionan lugares estratégicos defendibles, los machos pueden optar por seguir a los grupos de hembras. El tamaño de estos grupos de hembras es una variable importante, ya que repercute en el éxito reproductivo que un macho esperaría obtener mediante la estrategia de seguir y defender uno de estos grupos o harenes. Si los grupos son pequeños, puede ser más interesante moverse de un grupo a otro asociándose a las hembras en estro, como ocurre por ejemplo en *Ovis canadensis* o en el elefante africano *Loxodonta africana.* Si, por el contrario, los grupos son grandes, los machos los defenderán de otros machos durante un período más prolongado. La duración de esta defensa es muy variable y permite distinguir al menos dos tipos de harenes:

A) *Harenes estacionales*: Si las hembras entran en estro durante una estación determinada, los machos tenderán a defender harenes solamente durante esa estación de reproducción. Este es el caso del ciervo (*C. elaphus;* Clutton-Brock *et al*., 1982) o del elefante marino (*Mirounga angustirostris;* Le Boeuf, 1972). El poseedor de uno de estos harenes estacionales suele agotar sus energías durante la estación de apareamientos, de modo que el resto del año lo emplea básicamente en recuperar las fuerzas para invertirlas de nuevo de golpe en el siguiente celo.

B) *Harenes permanentes*: Si el estro de las hembras no se concentra en una estación particular, los machos pueden asociarse a un grupo de hembras y defenderlo durante toda su vida reproductora. Este sistema ocurre por ejemplo en babuinos como *Papio hamadryas* y *Theropithecus gelada* (Dunbar, 1984). Un sistema parecido a éste es el formado por grupos numerosos de hembras a cada uno de los cuales se asocian varios machos en lugar de uno como en los harenes típicos. Estos machos asociados a un grupo de hembras compiten entre ellos por las hembras del grupo, y suelen mantener una jerarquía de dominancia que los ordena en cuanto al acceso a los apareamientos. Los grupos con varios machos ocurren por ejemplo en babuinos *Papio anubis* (Altmann *et al*., 1988), en el búfalo *Syncerus caffer* (Sinclair, 1977), etc.

Leks

El sistema tipo lek es uno de los sistemas de apareamiento más enigmáticos, y del cual permanecen sin respuesta gran número de interrogantes. En este sistema los machos no defienden ni recursos ni hembras. En lugar de eso establecen pequeños territorios desde los cuales llaman la atención de las hembras tratando de atraerlas hacia ellos. Esos territorios suelen estar agrupados, de modo que al conjunto o acúmulo de territorios se le denomina lek. Los territorios no contienen recursos que las hembras puedan obtener, de modo que las hembras van a ellos únicamente para

copular, y los machos no proporcionan recursos ni cuidado parental, sino únicamente genes (Bradbury, 1981; Balmford, 1991).

Especies como los manaquines (*Manacus m. trinitatus*; Lill, 1974), los gallos de artemisa (*Gentrocercus urophasianus*; Gibson y Bradbury, 1985), las avutardas (*Otis tarda*, Hidalgo y Carranza, 1990; fig. 3), murciélagos como *Hypsignatus monstrosus* (Bradbury, 1977), antílopes africanos como el topi (*Damaliscus lunatus*; Gosling y Petrie, 1990) o el kob de uganda (*Adenota kob*; Balmford, 1990), determinadas poblaciones de gamo (*Dama dama*; Clutton-Brock *et al.*, 1988b), etc., suelen aparearse de este modo.

El apareamiento en lek provoca una serie de preguntas, de casi todas las cuales podemos decir que no existe por el momento una respuesta firmemente consolidada. Trataremos de revisar brevemente estas preguntas y sus posibles respuestas.

1) *Origen de los leks.* ¿Por qué existe el sistema lek en determinadas especies o poblaciones y no en otras? ¿Qué condicionantes ecológicos, sociales, etc. provocan su aparición?

Parece ser que la aparición de lek va asociada a altas densidades de población, a grupos muy grandes de hembras, en definitiva a altas concentraciones de animales (revisión en Clutton-Brock, 1989). Esto puede ir asociado a un alto costo de defensa de hembras o de recursos por parte de los machos debido al alto nivel de competencia (Foster, 1983). Esto es lo mismo que decir que cuando los recursos o las hembras no



Figura 15.3.–Grupo de machos de avutarda durante la época de apareamiento. En algunos de ellos se observa el típico comportamiento de exibición de cortejo llamado rueda. En el centro y en la parte derecha de la foto se aprecian dos hembras de menor tamaño que los machos. Foto: Sebastián J. Hidalgo de Trucios.

son defendibles (por ejemplo porque resulta muy costoso hacerlo), puede aparecer otra estrategia consistente en atraer a las hembras desde puntos concretos, fuera de la zona de alta competencia, lo que daría lugar al lek. Sin embargo no todos los leks ocurren en situaciones de alta densidad. ¿Es posible que la situación contraria, es decir, baja densidad, pequeño tamaño de los grupos de hembras, uso del espacio no predecible, etc., condiciones todas ellas que hacen en conjunto que ni las hembras ni los recursos sean defendibles, den lugar igualmente a estrategias tipo lek? Existen ciertos indicios de que esto puede ser así para algunas especies (Gibson y Bradbury, 1986; Carranza *et al.*, 1989), pero una comprobación firme está aún por aparecer.

2) *Acúmulo de machos*. ¿Por qué los machos se agregan en el lek en lugar de defender territorios aislados?

Bradbury y Gibson (1983) proponen las siguientes hipótesis:

1. Los machos se agregan para minimizar el riesgo de ser predados.
2. Para aumentar su eficacia en atraer hembras.
3. Se agregan porque los lugares idóneos para atraer a las hembras son limitados.
4. Los machos se colocan en lugares donde mayor número de hembras pueden pasar («puntos calientes»).
5. Los machos se agregan porque las hembras prefieren aparearse en esos acúmulos de machos (ya sea porque así pueden comparar entre ellos y elegir a uno, etc.).

La incidencia de la primera razón podría ser muy variable según la presión de predación. En algunos casos estudiados parece que su importancia es mínima (Bradbury *et al.*, 1989). La segunda podría explicar la presencia de machos subordinados en el lek tratando de conseguir algunas de las hembras atraídas por los dominantes (teoría del «emisor caliente» o «hotshot», Bechler y Foster, 1988). La tercera y la cuarta responderían mejor a la cuestión de dónde se establecen los leks, y si estos lugares son escasos varios machos tendrían que utilizar el mismo lugar. En cualquier caso esta cuestión merece tratamiento aparte y nos ocuparemos de ella después. La quinta puede ser una explicación válida, ya que si las hembras sólo aceptan aparearse en esos acúmulos, los machos aislados no tendrán éxito. En cualquier caso no proporciona ninguna explicación relacionada con beneficios directos para los machos, derivada de los condicionantes ecológicos, sino una consecuencia de los beneficios que obtienen las hembras. Estos beneficios que las hembras podrían obtener pueden ser de distinto tipo, y los trataremos en la siguiente cuestión.

3) ¿Por qué las hembras prefieren aparearse en los leks?

Se han sugerido cinco razones (revisión en Clutton-Brock 1989).

1. El aumento en la señal de atracción de hembras, producida por un conjunto de machos, provoca que la mayor parte de las hembras se dirijan hacia allí.
2. La presencia de otros animales (los machos), reduce las probabilidades de las hembras de ser predadas.
3. De ese modo obligan a los machos a apartarse de las zonas donde normalmente las hembras se alimentan, y evitan así su competencia.
4. Las hembras se benefician de la posibilidad de comparar y elegir de entre los machos.
5. Las hembras fuera del lek sufren el acoso de numerosos machos subordinados. El lek proporciona un lugar seguro donde las hembras pueden aparearse sin ser perseguidas por numerosos machos. Incluso, al estar los territorios agrupados, si son expulsadas de uno pueden refugiarse en el contiguo.

Es posible que muchas de estas explicaciones estén implicadas en cada caso concreto, pero algunas son probablemente más importantes que otras. En este sentido, la última parece ser la que podría jugar un papel más importante al menos en ungulados (Clutton-Brock, 1989; Clutton-Brock *et al.*, 1993). Además podría explicar por qué en las situaciones de alta concentración de animales, con el consiguiente aumento de la competencia, al no ser los machos capaces de defender con efectividad un territorio donde las hembras están seguras, éstas no se aparean en esas condiciones y optan por aceptar apareamientos únicamente en lugares seguros, fuera del área de alimento donde confluyen gran cantidad de animales.

Según lo visto hasta aquí, el lek aparecería principalmente debido al interés de las hembras en aparearse en un área fácil de localizar (razón número 1) o segura fuera del acceso de machos jóvenes (5), cuando ni recursos ni hembras pueden ser defendidos con efectividad por los machos, y crecería en tamaño debido a la unión de territorios «satélites» de machos subordinados que tratarían de acceder a algunas de las hembras atraídas al lek, con lo cual a su vez aumenta el tamaño del área libre de acoso (5), o se refuerza el poder general de atracción (1).

4) ¿Por qué los leks se forman en determinados lugares? ¿Qué características hacen de esos lugares los idóneos?

Probablemente sean múltiples y variables, y ejerzan su influencia conjuntamente. Trataremos de comentar algunos:

1. En un lek los machos emiten señales que pretenden atraer a las hembras. Esas señales pueden utilizar canales visuales, acústicos, etc., por lo que es esperable que las características físicas (p. ej., topográficas) del lugar ejerzan una influencia en la efectividad con que la señal llega hasta las hembras.

2. Si tenemos en cuenta el acoso de los machos jóvenes expuesto anteriormente, es esperable que los leks no se coloquen en las zonas muy utilizadas para otros fines (p. ej., alimentación), aunque quizás sí cerca de ellas para que la señal llegue a las hembras receptivas.
3. Un acúmulo de machos situado en una zona de paso de hembras (punto caliente), puede ser más efectivo a la hora de conseguir atraer hembras. Los leks podrían colocarse en zonas de paso. Pero, hasta qué punto esto sería un lek verdadero o más bien la defensa de paso a los recursos que comentábamos más arriba. La diferencia clave radica en la distribución de los apareamientos entre los territorios. Si los territorios más exitosos del lek lo son por estar situados en los puntos de mayor tráfico de hembras hacia los recursos, el sistema debe considerarse defensa de recursos. Si por el contrario, la circunstancia de que exista paso de hembras hacia los recursos hace que las hembras lleguen al lek, pero una vez allí su apareamiento no está condicionado por la proximidad a las vías de paso o por cualquier otra razón ecológica, sino que viene determinado por el macho en sí, entonces el sistema debe ser considerado tipo lek. Esta disyuntiva suele ser difícil de resolver y requiere a menudo de experimentación. En el gamo (*Dama dama*) por ejemplo, se ha comprobado que en determinados «leks» la distribución de apareamientos responde al primero (Apolonio *et al.*, 1990) o al segundo caso (Clutton-Brock *et al.*, 1989), por lo que parece que deberían considerarse como defensa de recursos o verdadero lek, respectivamente (Carranza, 1992).

15.2.4. Poliandria

Se entiende por poliandria aquel sistema en el que una hembra se aparea con varios machos. La poliandria es mucho más rara que la poliginia porque por lo común la mayor parte de la inversión parental la realizan las hembras, y los machos pueden por tanto beneficiarse más que ellas de conseguir múltiples apareamientos. No obstante hay algunas especies en las que la hembra ha conseguido hacer que el macho invierta más que ella y por tanto ella puede aumentar el número de crías si consigue que sean varios los machos que inviertan. El macho ahora se convierte en el recurso escaso por el que las hembras compiten. Los papeles típicos de macho y hembra se invierten, e incluso las hembras desarrollan caracteres sexuales secundarios fruto de la competencia por los machos.

La poliandria se ha desarrollado principalmente en aves. Existen situaciones evolutivas que podemos reconocer como intermedias, por ejemplo en *Calidris alba* y *C. teminckii* (Oring, 1982). En estas especies la hembra produce dos puestas la primera de las cuales la deja a cargo del

macho y la segunda la incuba ella. Para pasar de las «puestas dobles» a la poliandria basta con que la hembra deje la segunda puesta también a otro macho, y así sucesivamente. Este es el caso de *Actitis macularia*, *Jacana spp*, etc. En estas especies las hembras pueden defender territorios que incluyen los territorios de varios machos a los que van dejando con sucesivas puestas. Las hembras compiten activamente por los machos al principio de la época de cría y son como consecuencia de mayor tamaño que aquellos (Oring, 1982).

15.2.5. Variabilidad intraespecífica en las estrategias de apareamiento

Hasta aquí hemos hablado de sistemas de apareamiento como algo característico de una especie o al menos de una población. Con referencia a esta idea hemos de hacer dos puntualizaciones. La primera es que como toda clasificación, la de los sistemas de apareamiento es algo en cierto modo artificial, de manera que se pueden encontrar ejemplos intermedios en el gradiente continuo que conecta cada una de las categorías que hemos definido en nuestra clasificación. La segunda observación va un poco más allá, y se refiere a que en realidad lo que ocurre en la naturaleza y que llamamos sistema de apareamiento no es ni más ni menos que un conjunto de estrategias, como de hecho definimos al principio, de manera que cada individuo en la población podría adoptar una estrategia diferente según resulte más ventajoso en sus condiciones particulares. Esta variabilidad intraespecífica, y las condiciones que favorecen la aparición de las distintas estrategias, es el tema que analizamos en este apartado.

Variabilidad en las condiciones ecológicas

Entre poblaciones, o incluso entre áreas concretas del biotopo ocupado por una población, las estrategias óptimas de apareamiento pueden ser diferentes de acuerdo con las condiciones ambientales particulares. Incluso un mismo animal puede elegir distintas estrategias dependiendo de condiciones concretas. Los machos de la mariposa *Pararge aegeria* defienden los puntos de sol dentro del bosque, desde los cuales atraen a las hembras. El valor estratégico de estos puntos radica en que destacan enormemente al macho con respecto al conjunto sombrío del interior del bosque, pero carecerían de valor en un ambiente predominantemente soleado. En efecto, cuando los mismos machos buscan hembras en las copas de los árboles, no se comportan como territoriales sino que patrullan continuamente buscando hembras (Davies, 1978).

Las estrategias de apareamiento de *Cervus nippon*, *Cervus elaphus*, o *Dama dama* van desde defensa de harenes o de territorios hasta incluso lek en el caso del último, dependiendo de los condicionantes ecológicos de cada área (Miura, 1984; Langbein y Thirgood, 1989; Carranza *et al.*,

1990). El ciervo en ecosistemas mediterráneos adopta la defensa de territorios en lugar de defender harenes móviles cuando la concentración de hembras en el área utilizada por un determinado macho está por encima del valor promedio en la población (fig. 15.4; Carranza *et al.*, en prensa).

Lo mejor dentro de lo malo

A veces la variabilidad que se observa en las estrategias de apareamiento puede ser debida a que parte de los individuos no son capaces de desarrollar con éxito la estrategia óptima. Por ejemplo pueden no ser capaces de defender con éxito un territorio porque son expulsados por otros individuos más fuertes, etc. como ocurre por ejemplo con los llamados machos satélites de numerosas especies que defienden harenes o territorios. Estas estrategias producen menores beneficios que las estrategias principales. Los machos satélites de la rana toro americana (*Rana catesbiana*; Howard, 1978) o los elefantes marinos (*Mirounga angustirostris*; Le Boeuf 1974) son ejemplos en los cuales se han medido estas diferencias en éxito de apareamiento entre estrategias. Los machos de sapo corredor (*Bufo calamita*) que se comportan como satélites obtienen por término medio el 50% de las hembras que son atraídas por el vecino cantor. Dado que el número de hembras atraídas depende de la intensidad del canto, un macho obtendrá el mismo número de hembras cantando

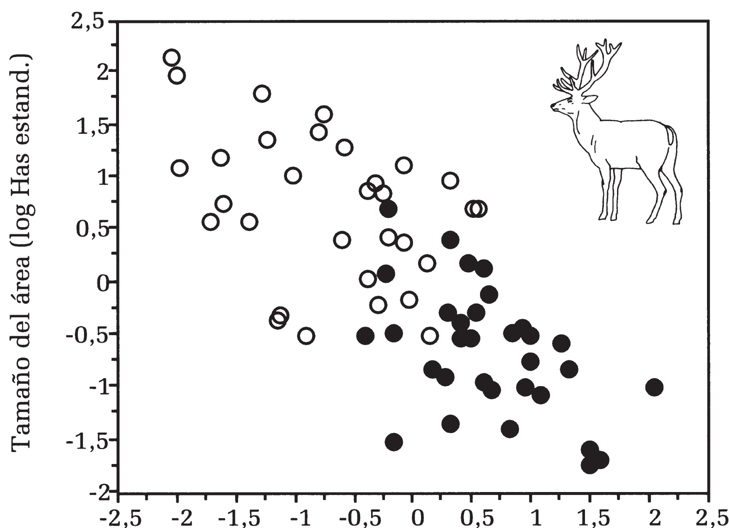


Figura 15.4.–Territorialidad en el ciervo en ambiente mediterráneo. En la figura se representa el tamaño del área de actividad del macho durante el celo, frente a la concentración de hembras en ese área (estandarizada con respecto a la media). Aquellos individuos en áreas de alta concentración de hembras defienden el área, es decir son territoriales (círculos negros), mientras que los demás (círculos huecos) defienden directamente hembras formando harenes más o menos móviles (de Carranza *et al.*, en prensa).

o colocándose como satélite de otro cuya intensidad de canto sea el doble que la suya. Arak (1988) mostró cómo esta sencilla regla podía predecir si un macho sería cantor o satélite (fig. 15.5).

Como es frecuente, en ambas especies los machos cambiarán a las estrategias principales conforme alcancen edad y tamaño suficientes para ello. Estas estrategias de segundo orden pueden estar relacionadas también con individuos menos aptos que nunca llegan a adoptar con éxito otra más beneficiosa, pero en cualquier caso la manera de obtener el máximo éxito reproductivo a lo largo de la vida puede ser: adoptar estrategias secundarias mientras se alcanza una edad y desarrollo suficientes como para poder, entonces, adoptar con éxito las estrategias óptimas.

Estrategias alternativas en equilibrio evolutivo

A veces el éxito de una estrategia depende de las estrategias utilizadas por los demás individuos. La estrategia de algunos anfibios de comportarse como satélite de territorios no tendría sentido si no existiesen machos territoriales. Incluso si el número de territoriales fuese muy

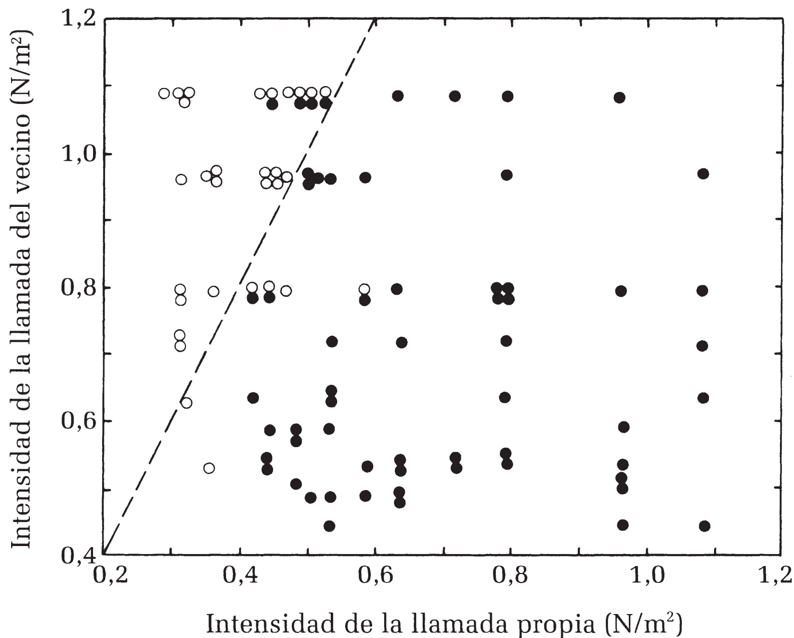


Figura 15.5.–Los machos de sapo corredor (*Bufo calamita*) deciden cantar o situarse como satélites de otro macho vecino en función de sus propias capacidades para emitir un sonido potente y de cómo de potente sea el sonido de su vecino. Dado que como satélites pueden conseguir en promedio el 50% de las hembras atraídas por el vecino cantor, se comportarán como tales (satélites: círculos huecos) cuando la intensidad del canto del vecino (eje vertical) sea más del doble que la suya propia (eje horizontal) (de Arak, 1988).

alto con respecto al de satélites, podría ocurrir que, en promedio, ambas estrategias fuesen igual de exitosas. Cuando en estos casos se establece un equilibrio en el número de individuos que adoptan cada estrategia de modo que los beneficios asociados a cada una de ellas se igualan, se suele hablar de estrategias alternativas en equilibrio evolutivo, o simplemente estrategias alternativas.

Por ejemplo en el salmón del Pacífico (*Oncorhynchus kisutch*) existen machos grandes, que alcanzan la madurez sexual a los tres años, y machos pequeños que maduran al año. Los machos grandes luchan por la defensa de territorios donde las hembras realizan las puestas. Los machos pequeños, crípticos y sin caracteres sexuales secundarios desarrollados, tratan de pasar desapercibidos y fertilizar los huevos escabuyéndose entre los territorios. Las dos estrategias parecen responder a bases genéticas diferentes y se mantienen en equilibrio dependiente de la frecuencia: cuando los animales que realizan una de las estrategias se hacen muy numerosos su éxito disminuye, es decir dejan menos descendientes, con lo cual disminuye la frecuencia relativa de esa estrategia en la población y se mantiene el equilibrio (fig. 15.6; Gross, 1985).

En el pez *Lepomis macrochirus*, habitante de los lagos de Norteamérica, existen machos grandes que defienden territorios, machos pequeños que roban fertilizaciones sin ser vistos, y machos intermedios con coloración de hembras (travestis) que se hacen pasar por hembras y tratan así de fer-

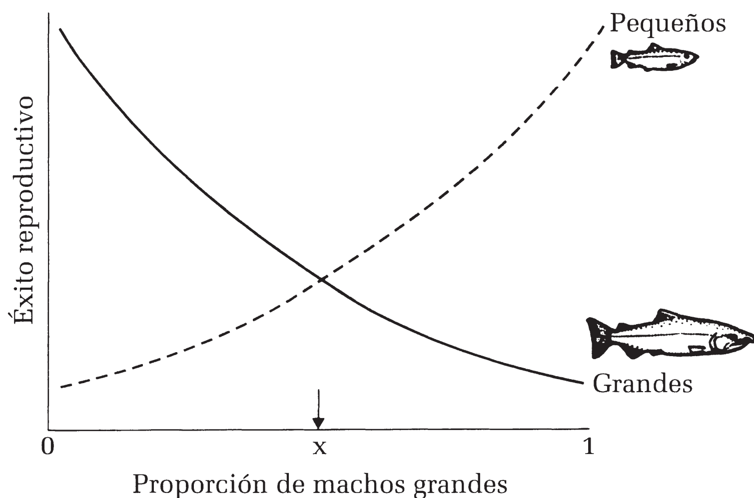


Figura 15.6.–Relación hipotética entre el éxito de las dos estrategias (machos grandes: defender territorios; machos pequeños: escabullirse y fertilizar por sorpresa) empleadas por los machos de salmón del pacífico (*Oncorhynchus kisutch*) en función de la abundancia de una de ellas, en concreto de la proporción de machos grandes (de hocico de garfio) en la población. La flecha indica el punto de equilibrio, en el cual existe una proporción de ambas estrategias tal que el éxito esperado de ambas es idéntico (de Krebs y Davies, 1993).

tilizar algunas puestas. Las diferencias, de nuevo, parecen ser genéticas y en equilibrio polimórfico (fig. 15.7; Gross y Charnov, 1980).

Las estrategias alternativas no tienen forzosamente que corresponder a genotipos alternativos. El equilibrio entre dos estrategias puede alcanzarse también si cada individuo de la población adopta ambas opciones de modo que al final la frecuencia de ambas decisiones está en equilibrio estable (recordemos que la ESS mixta del juego halcones/palomas podía alcanzarse también de este modo; capítulo 9). Las avispas excavadoras (*Sphex ichneumoneus*) ponen huevos en madrigueras que o bien excavan por ellas mismas o bien ocupan una vez vacías tras fallidos intentos reproductivos de otras, etc. Excavar una madriguera supone un costo importante. Por otra parte, ocupar una puede significar que no esté realmente vacía y haya que disputársela a su ocupante mediante una lucha. El éxito de cada estrategia es claramente dependiente de la frecuencia de la otra, como ocurría en el juego halcón/paloma. Brockmann *et al.* (1979) midieron la frecuencia relativa y los beneficios de cada estrategia, encontrando que ambas estaban en equilibrio con similares beneficios netos. En este caso no existe una proporción de individuos excavadores, sino una frecuencia con que cada individuo excava o intenta ocupar otras madrigueras.

Cambio de sexo como estrategia alternativa

Algunos animales tienen la facultad de cambiar de sexo a lo largo de su vida de modo que pueden adoptar una u otra estrategia en el momento en que les resulta más favorable.

En muchas especies de peces de coral ocurren estos cambios, hacia uno u otro sexo, en base a lo siguiente: Para las hembras existe un aumento

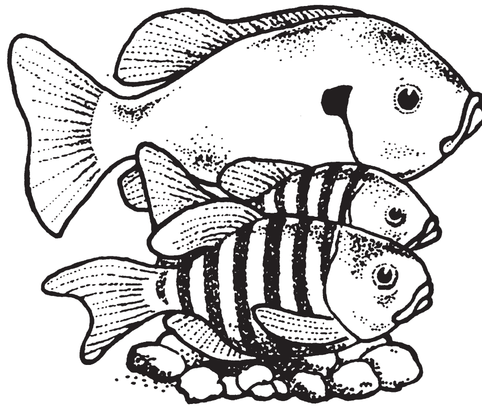


Figura 15.7.–Macho territorial de *Lepomis macrochirus* (arriba) fecundando la puesta de una hembra (abajo), mientras otro macho con apariencia de hembra (travesti; en el centro) engaña al macho y trata de fertilizar la puesta (de Slater, 1985).

de la fecundidad (número de huevos que pueden poner) con la edad (con el tamaño). Si existe competencia intensa entre los machos el éxito reproductivo de éstos será alto cuando son grandes (es decir de más edad), lo cual ocurre en la mayoría de las especies. Si la competencia no es intensa puede que los beneficios de ser macho no crezcan tanto con la edad (fig. 15.8). El pez de las anémonas *Amphiprion akallopisos* corresponde a este tipo. En una anémona con la que vive en simbiosis sólo hay espacio para un par de estos animales, con lo cual existe una monogamia determinada por el medio. La productividad de la pareja depende más de la capacidad de la hembra de poner huevos que del macho. Si experimentalmente quitamos la hembra en una de estas parejas, otro individuo generalmente más pequeño, se unirá al macho que ha quedado, el cual cambiará a hembra quedando el nuevo como macho (Warner, 1975; Fricke y Fricke, 1977; Fricke, 1979).

15.3. Selección sexual

Una vez introducido el contexto en el que ocurre la reproducción sexual, podemos tratar de identificar las particulares fuerzas evolutivas que ocurren en él y que desde Darwin se conocen como selección sexual.

La teoría de la selección sexual apareció para aportar una explicación únicamente a la evolución de los caracteres sexuales secundarios. La distinción entre caracteres sexuales primarios y secundarios se debe a Hunter (1837), y fue posteriormente adoptada y modificada por Darwin (1871). Para Darwin, los caracteres sexuales primarios eran aquellos conectados en sí mismos con la reproducción, mientras que los secundarios eran utilizados para conseguir pareja. Aunque se siguen utilizando estos términos, la distinción entre ambos carece ya hoy del valor que originariamente se le dio.

Darwin diferenciaba la selección sexual de la selección natural aunque hoy día reconocemos la primera como un caso más dentro de la segunda. La selección sexual es por tanto un conjunto de fuerzas selectivas que actúan de modo diferente en machos y hembras y provocan las diferencias entre los sexos dentro de una misma especie. Si consideramos la selección natural como el conjunto de fuerzas responsables del predominio de unos genes frente a otros a lo largo del tiempo, la selección sexual sería un subconjunto de esas fuerzas, identificable por ir asociado a las estrategias propias de los sexos.

Darwin se dio cuenta de que muchos caracteres sexuales secundarios eran consecuencia de la intensidad de competencia entre los machos para conseguir hembras, ya sea porque conferían ventajas para la lucha o porque hacían a sus poseedores más atractivos para las hembras. Estos dos tipos de fuerzas son considerados aún hoy día, y se reconocen como:

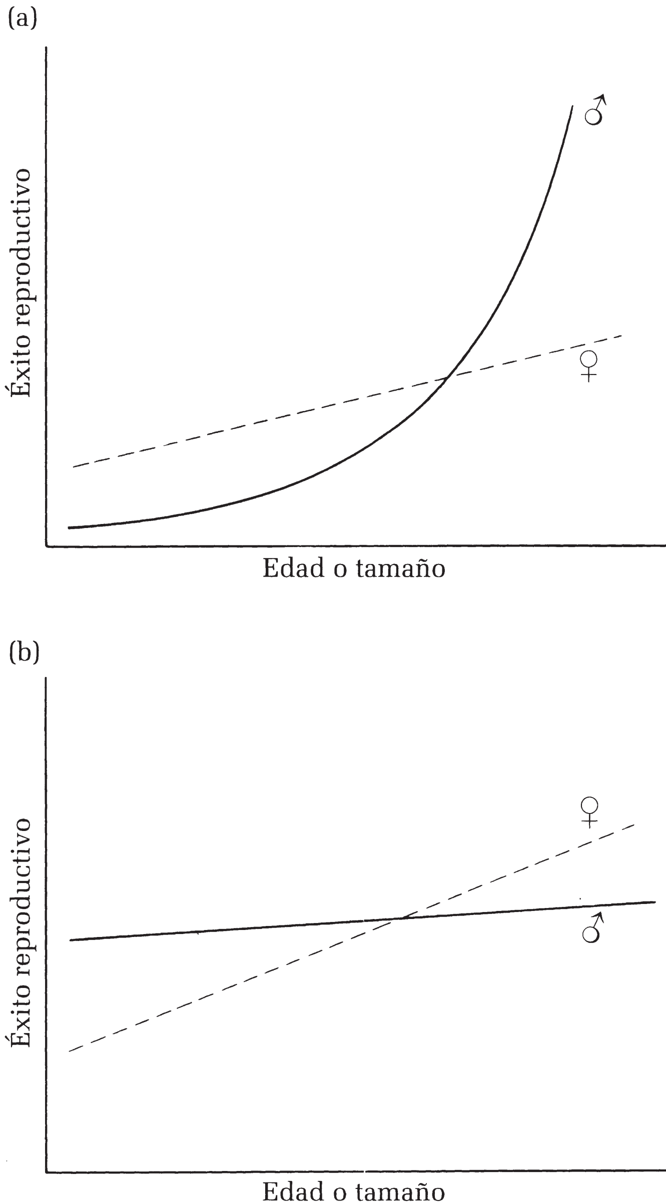


Figura 15.8.–Es esperable que en general el éxito reproductivo crezca con el tamaño tanto en machos como en hembras. Sin embargo, cuando la competencia entre machos es intensa, el éxito reproductivo en los machos puede crecer mucho con el tamaño (a). Para las hembras el mayor tamaño significa más cantidad de huevos que pueden poner. Si la competencia entre machos es poco intensa la situación puede ser como en (b). La relación entre ambas curvas determina que a un pez en el caso (a) le interese ser hembra cuando pequeño y macho cuando grande, mientras que en el caso (b) la situación es al contrario. Un ejemplo de este segundo caso (b) es el pez de las anémonas *Amphiprion akallopisos* (Warner, 1975; ver texto).

– *Competencia intrasexual.*
– *Elección de pareja.*

Estas fuerzas aparecen en el momento en que comienza la selección divergente que da lugar a la anisogamia. Los machos (o los espermatozoides) obtienen el éxito compitiendo entre ellos para acceder a las hembras (o a los óvulos). Las hembras (o los óvulos), por su parte, pueden incrementar su éxito reproductivo no por la vía del acceso a múltiples parejas, sino mediante la elección del «mejor» de entre los machos (o espermatozoides) que llegan hasta ellas. Más adelante analizaremos qué puede hacer a un macho «mejor» a los ojos de una hembra.

En un trabajo extraordinariamente influyente y ya clásico en la historia de la selección sexual, Bateman mostró en *Drosophila* cómo el número de hijos en los machos dependía del número de apareamientos, mientras que para las hembras el aumento en el número de apareamientos a partir del primero no se traducía en aumento en éxito reproductivo (Bateman, 1948; fig. 15.9). Bateman también mostró cómo la varianza en el éxito reproductivo de los machos era mayor que en las hembras, lo cual sugería que los machos debieran competir por las hembras y mostrar un «entusiasmo poco selectivo» en el apareamiento, mientras que las hembras debieran comportarse de modo más «pasivo y discriminatorio» (Bateman, 1948).

Una consecuencia básica de la selección sexual es el origen de las características profundamente enraizadas en la naturaleza de ambos sexos. Ya que la hembra aporta gran cantidad de gasto parental en cada intento reproductivo, cada apareamiento supone una proporción mayor de su presupuesto. Esto significa que un apareamiento tiene más importancia para una hembra que para un macho. La hembra por tanto pondrá mucho empeño en que el resultado del apareamiento sea idóneo, es decir, será

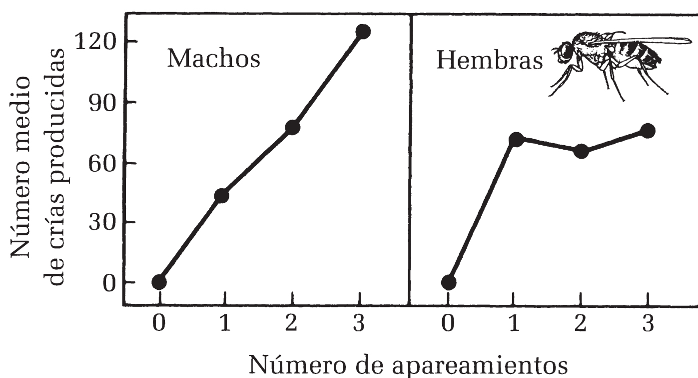


Figura 15.9.–Principio de Bateman: el número de crías producidas por los machos en *Drosophila* depende del número de apareamientos, mientras que para las hembras no hay ganancia en número de crías tras el primer apareamiento (de Bateman, 1948).

muy selectiva con las condiciones para realizarlo incluyendo la elección del macho más apropiado. Las hembras serán recelosas, y no se aparearán con ligereza, sino hasta estar seguras de que su importante fracción del presupuesto va a ser óptimamente invertida.

Los machos en cambio, en la medida en que no colaboren en el cuidado parental y cada apareamiento suponga una mínima parte de su presupuesto, serán poco selectivos ya que su éxito reproductivo puede aumentar más aumentando el número de apareamientos que aumentando la calidad de los mismos.

Pensemos por ejemplo en una especie poligínica, como el ciervo. Tras la cópula el macho termina sus «obligaciones» con esa hembra y puede preocuparse de conseguir más. La hembra en cambio tiene por delante casi ocho meses de gestación y cuatro de lactancia, y casi un año más, en el mejor de los casos, preocupándose de proteger y guiar al joven de un año dentro del grupo familiar. Esto significa diferencia en las tasas reproductivas potenciales (Clutton-Brock y Vincent, 1991) entre un sexo y otro, lo cual suele estar relacionado con las diferencias en cuidado parental (Trivers, 1972; Clutton-Brock, 1991). El éxito reproductivo de los individuos del sexo de mayor tasa reproductiva potencial se encuentra limitado por su capacidad de acceder al sexo de menor tasa reproductiva potencial que actúa como un recurso escaso por el cual compiten los individuos del otro sexo. Por esta razón son generalmente los machos los que compiten por las hembras, y en adelante por comodidad hablaremos de competencia entre machos, elección de las hembras, etc. sin con ello pretender excluir los numerosos casos que de hecho existen en los que estos papeles se encuentran invertidos o se comparten por ambos sexos.

15.3.1. Competencia intrasexual

Los mecanismos mediante los cuales los machos tratan de alcanzar el predominio en la fecundación de las hembras, sin que intervenga en su éxito frente a sus oponentes algún tipo de elección por parte de aquellas, se engloban bajo el término de *competencia intrasexual.* Los procedimientos empleados por los machos son muy variados, y una posible clasificación podría estar basada en que ocurran antes de que la hembra haya copulado o después.

1) Antes de la cópula

Lucha abierta entre machos

En muchas especies poligínicas los machos pelean activamente por el predominio sobre las hembras, como por ejemplo los elefantes marinos, o muchas especies de bóvidos, de cérvidos (fig. 15.10), de escarabajos cornudos, etc.



Figura 15.10.–Lucha de dos machos de ciervo (*Cervus elaphus*). Foto: Sebastián J. Hidalgo de Trucios.

A menudo estas luchas entrañan un riesgo considerable de heridas o incluso muerte. En el ciervo (*Cervus elaphus*) en la isla de Rum (Escocia) una parte importante de los machos en celo quedan heridos (23%) o muertos (6%) cada año como resultado de las luchas (Clutton-Brock *et al.*, 1979). El resultado evolutivo es el desarrollo de armas que contribuyen al éxito en la lucha y que caracterizan a los machos de muchas de estas especies.

Señales que indican de modo fiable la capacidad de lucha

En la decisión de un animal acerca de si enfrentarse o no a otro en una lucha abierta, intervienen fundamentalmente dos parámetros: 1) el beneficio a obtener, es decir, el valor que para el individuo tiene el recurso que se están disputando, y 2) el costo que entraña la lucha. Este segundo factor le puede resultar especialmente difícil de prever sobre todo si desconoce la capacidad de lucha del adversario. Por esta razón el animal estaría interesado en captar alguna señal que le informe sobre esta capacidad del oponente antes de decidirse por la lucha. De igual modo, cada contrincante estará también interesado en emitir señales sobre su capacidad de lucha, ya que si de ese modo consiguen convencer al oponente de que desista de pelear habrán evitado el costo de la lucha, ya que aunque ésta termine en victoria siempre será más costosa que simplemente no pelear (ver capítulo 9).

El problema es que el individuo que emite señales de capacidad de lucha podría estar interesado en exagerar su verdadera capacidad. El re-

ceptor de una señal no sincera no obtendrá beneficio al fiarse de ella. Aparece por tanto una fuerza selectiva que favorece a aquellos receptores que sólo tienen en cuenta las señales que ofrecen garantía de ser sinceras, es decir fiables o que no pueden manipularse de modo engañoso, con lo cual tampoco le sirven de nada al emisor las señales no fiables (ver capítulo 12).

En muchas especies existen fases previas al combate durante las cuales los oponentes se evalúan, bien mostrando armas, tamaño del cuerpo mediante exhibición lateral, etc.

En muchos anuros, el croar del macho puede informar de su tamaño, ya que al ser mayor el animal son más largas sus cuerdas vocales y el sonido que producen es más grave. En el sapo común (*Bufo bufo*) por ejemplo, los machos pueden evaluar el tamaño y por tanto la capacidad de lucha de sus oponentes por este procedimiento (Davies y Halliday, 1978).

Clutton-Brock y Albon (1979), comprobaron que en el ciervo común (*Cervus elaphus*) existía una correlación positiva entre la capacidad de lucha de un macho y el número de berridos por minuto que emitía. La berrea del ciervo durante el celo era, por tanto, un buen indicador de los posibles costos de un enfrentamiento, y de hecho, estos autores comprobaron mediante experimentos de «play-back» que los machos eran más propensos a retirarse cuando la tasa de berridos que escuchaban de su supuesto oponente era más alta.

Cualquier enfrentamiento suele consistir en una serie de estadios de intensidad creciente, de modo que en cualquier momento cada uno de los contrincantes puede tomar la decisión de no seguir escalando en el conflicto.

Competencia mediante estrategias alternativas

En contraposición a un enfrentamiento directo, el adoptar estrategias alternativas es otro modo «ingenioso» de competir por las hembras. En este apartado podemos incluir los casos ya tratados al hablar de «variabilidad intraespecífica en las estrategias de apareamiento».

2) Después de la cópula

Mecanismos que impiden el éxito de otra cópula posterior

Una vez que un macho ha conseguido copular, puede que no lo tenga todo ganado si deja a la hembra sin más precaución. Podría ocurrir que la hembra copulase posteriormente con otro macho y quedase fecundada de éste segundo.

En el kob de Uganda (*Adenota kob*) existe una fase de «cortejo» posterior a la cópula que provoca la contracción del útero y facilita la fecunda-

ción. En muchas especies tan diversas como las moscas *Scatophaga stercoraria* o las urracas (*Pica pica*), los machos guardan a las hembras desde la cópula hasta que termina la puesta, de modo que aseguran así su paternidad.

En otras especies existen mecanismos más sofisticados como sustancias anti-afrodisíacas producidas por el macho que hacen que la hembra no despierte interés para otros machos (a menudo son similares a las utilizadas en contexto de agresión entre machos); o los llamados «tapones de apareamiento». En ratas y coballas, el líquido seminal del macho produce una especie de coágulo en la vagina de la hembra que impide cópulas posteriores. En la mosca *Johannseniella nitida*, la hembra devora al macho tras la cópula, sin embargo éste se ha cuidado de que su aparato copulador quede firmemente sujeto a modo de tapón que impide a la hembra toda cópula posterior antes de la puesta (para una revisión ver Halliday, 1980).

Competencia espermática

Los mecanismos de que se valen los machos para impedir que el esperma de otros machos fecunde a la hembra, se suelen englobar bajo la denominación de *competencia espermática*. Es un término éste poco preciso bajo el cual podrían incluirse muchas formas diversas de competencia, y de hecho algunos de los ejemplos ya citados son incluidos aquí por algunos autores. Sin embargo hay casos en los que la estrategia del macho conlleva algún tipo de mecanismo para manipular el esperma que otros machos pudieran haber introducido ya en la hembra con la que él copula.

Los ejemplos de estos mecanismos de desplazamiento de esperma son especialmente abundantes entre los invertebrados. En muchos insectos el esperma es introducido durante la cópula en un saco espermático o espermateca que posee la hembra. En esa espermateca podría acumularse esperma de varios machos si la hembra copula varias veces. Muchos machos desarrollan dispositivos en sus órganos copuladores especialmente diseñados para retirar el esperma de la espermateca procedente de cópulas anteriores e introducir el suyo. El funcionamiento de estos dispositivos es muy variado y los mejores ejemplos los encontramos entre los Odonatos (fig. 15.11). En *Orthetrum cancellatum* el pene posee un flagelo dentado que retira el esperma de la espermateca. En *Crocothemis erythraea* el extremo del pene es inflable y posee una estructura semejante a un cuerno que empuja el esperma precedente hacia un rincón de la espermateca (Waage, 1984).

Infanticidio

Un modo de competencia entre machos consiste en matar a las crías de otros. En una primera consideración superficial del problema podríamos pensar que el hecho de matar a cualquier cría extraña, podría suponer un



Figura 15.11.–Este flagelo con dientes de sierra es un ejemplo de los variados sistemas con que cuentan los penes de Odonatos para retirar el esperma que pudiera existir en la espermateca de la hembra como resultado de cópulas anteriores con otros machos.

beneficio para el individuo ya que sus propias crías (y por tanto sus genes) supondrían ahora un porcentaje mayor en la población. Esto, sin embargo, no sería así a menos que pudiese matar a un número altísimo de crías o que la población fuese muy pequeña (sin entrar en otras consideraciones de estabilidad de esa estrategia), con lo cual es fácil imaginar que la selección no haya impulsado precisamente ese comportamiento. Sin embargo el infanticidio se da, aunque en otras condiciones muy particulares.

Generalmente el infanticidio ocurre cuando se puede prever como consecuencia un aumento en la reproducción propia. El fenómeno está bien documentado por ejemplo en langures (*Presbytis entellus*; Hrdy, 1977) y en leones (*Pantera leo*; Schaller, 1972). Los grupos de leones están formados por unas hembras parientes y sus crías, y normalmente un par de machos que suelen ser hermanos pero no están emparentados con las hembras. Los machos sin hembras suelen campear tratando de encontrar la oportunidad de desplazar a los machos poseedores de un grupo de hembras para adueñarse de ellas. Cuando esto ocurre, los nuevos machos matan a los cachorros existentes en el grupo. De ese modo la lactancia se interrumpe y las hembras entran de nuevo en estro con lo cual los nuevos machos comienzan a producir desde el principio crías propias. El caso es el mismo para los langures aunque el infanticidio ocurre por parte de un solo macho.

Este sistema, por cruel que pueda parecernos, es propio también de nuestra especie. Entre los yanomami, un pueblo poligínico de la selva amazónica del Alto Orinoco, ocurren aún luchas a muerte entre grupos.

Cuando un grupo vence a otro, se apodera de sus mujeres y mata a los niños, de modo que a partir de ese momento les pueden dar hijos propios (Chagnon, 1968).

Aborto

Cuando la llegada de un nuevo macho ocurre durante la preñez de la hembra, el macho puede producir sustancias (olores, feromonas) que inducen a la hembra a abortar. En este caso parece a primera vista más fácil que la hembra desarrolle mecanismos para no sucumbir al efecto de esas sustancias desarrolladas por el macho. Sin embargo, el aborto puede ser adaptativo también para la hembra en esas condiciones, si una vez nacida la cría existe una alta probabilidad de que el macho la mate. La hembra de ese modo ahorra inversión y comienza a producir una nueva cría. Esto parece ser lo que ocurre en ratones y otros roedores y que fue descrito como el efecto Bruce (Bruce, 1959).

Aunque la competencia intrasexual es más propia del sexo masculino debido como ya sabemos a las diferencias en inversión parental, por esta misma razón en aquellos casos en que el macho realiza una importante contribución, y especialmente si ésta es mayor que la de la hembra, serán las hembras las que compitan por los machos. Aunque obviamente son más escasos los ejemplos, podemos encontrar casos de competencia entre hembras que pueden encuadrarse en algunos de los apartados anteriormente descritos. En las especies de aves poliándricas, como por ejemplo *Actitis macularia*, las hembras luchan abiertamente por los territorios y desarrollan características morfológicas derivadas de esa competencia tales como mayor tamaño o mayor desarrollo de las armas, etc.

15.3.2. Elección de pareja

Dado que la hembra suele ser la que más gasta en cada intento reproductivo, suele ser también la que más interés tiene en realizar una adecuada elección de pareja. Por ejemplo para una hembra de anuro poligínico como *Rana catesbiana*, *Bufo calamita*, etc., aparearse con un macho de una especie equivocada supone perder toda la reproducción de un año. Para el macho, sin embargo, únicamente supone una pérdida de tiempo, y al día siguiente podrá intentarlo de nuevo. El «ser selectivo» se seleccionará por tanto con fuerza en las hembras, y no sólo para discriminar entre especies, sino para acertar con el macho que más beneficio pueda reportarle. Una hembra puede buscar en un macho recursos materiales que él puede ofrecerle (beneficios directos: alimento, lugar para nidificar, etc.) o bien buenos genes para su descendencia (beneficios indirectos).

a) Recursos

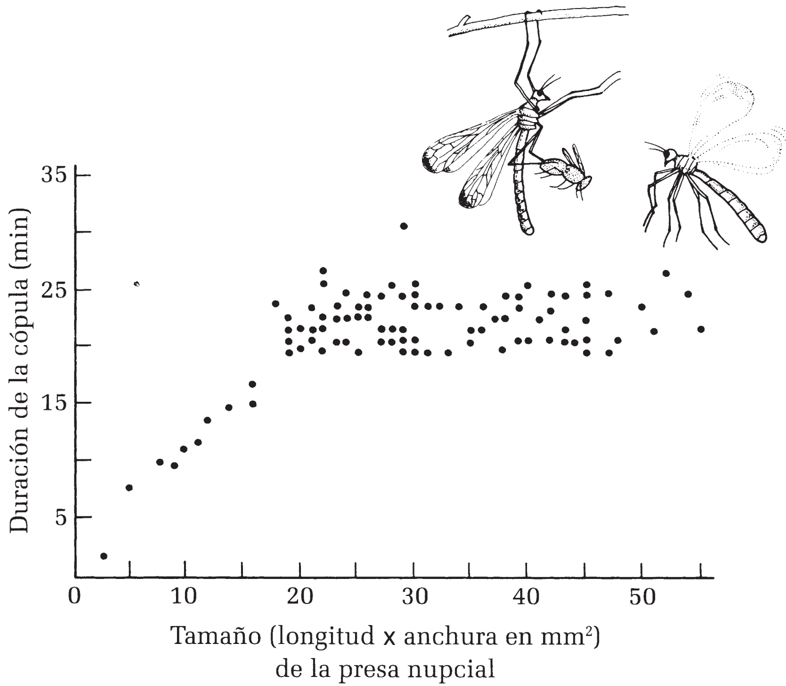
Cuando al hablar de sistemas de apareamiento nos referíamos a defensa de recursos, estábamos presuponiendo que las hembras ganaban más o menos recursos según qué macho eligiesen. En muchos de estos casos no suele hablarse de elección de pareja en sentido estricto, ya que a menudo la hembra se dirige simplemente hacia donde puede conseguir los recursos.

En la rana toro americana (*Rana catesbiana*), los machos defienden territorios en charcas donde las hembras van a realizar las puestas. Algunos territorios son mejores que otros para la supervivencia de los huevos debido, por ejemplo, a las diferencias en densidad de vegetación que dificultan la predación a las sanguijuelas (*Macrobdella decora*).

En otros casos los machos proporcionan alimento a la hembra durante el cortejo. En *Hylobittacus apicalis*, un insecto que preda sobre moscas en el suelo del bosque en Norteamérica, cuando un macho captura una mosca de considerable tamaño emite una sustancia que atrae a las hembras. Al llegar una hembra, el macho le ofrece la presa sin soltarla completamente y mientras la hembra come, él trata de copular. Si la presa es pequeña la hembra interrumpirá la cópula sin ser fecundada. Sólo las presas de un tamaño considerable proporcionan al macho cópulas exitosas (Thornhill, 1976a; fig. 15.12). Thornhill (1976b) ha revisado estos regalos nupciales en insectos. En algunas especies como el ortóptero *Conocephalus nigropleurum*, el macho produce un espermatóforo rico en proteínas que puede suponer hasta un 20% del peso del macho. En otros casos, la hembra se alimenta de secreciones glandulares del macho durante la cópula. Si la secreción cesa, la hembra interrumpe la cópula.

En muchas aves, como por ejemplo la golondrina de mar (*Sterna fuscata*), el macho proporciona comida a la hembra durante el cortejo como señal de su habilidad para aportar comida después a los pollos (Nisbet, 1977).

A veces es el propio cuerpo del macho el que se ofrece como alimento a la hembra durante el apareamiento. Se suelen denominar apareamientos kamikaces o suicidas (referidos al macho) o canibalismo (referido a la hembra). Ocurren especialmente en *Mantis* y algunos arácnidos. Las primeras interpretaciones de estos comportamientos se refirieron a que en estas especies predadoras, el macho, más pequeño que la hembra, podía correr el riesgo de ser predado al acercarse a ella. Sin embargo si analizamos en más detalle los costos y beneficios desde el punto de vista funcional o adaptativo la situación puede entenderse de otro modo. La propia masa corporal del macho no es una contribución muy diferente a un espermatóforo o a secreciones glandulares. La principal diferencia radica en que es todo el presupuesto de inversión de un golpe. El reservar parte del presupuesto para conseguir futuros apareamientos será más o menos interesante en función de la probabilidad de esos futuros apareamientos. En especies en que las probabilidades de futura reproducción son muy



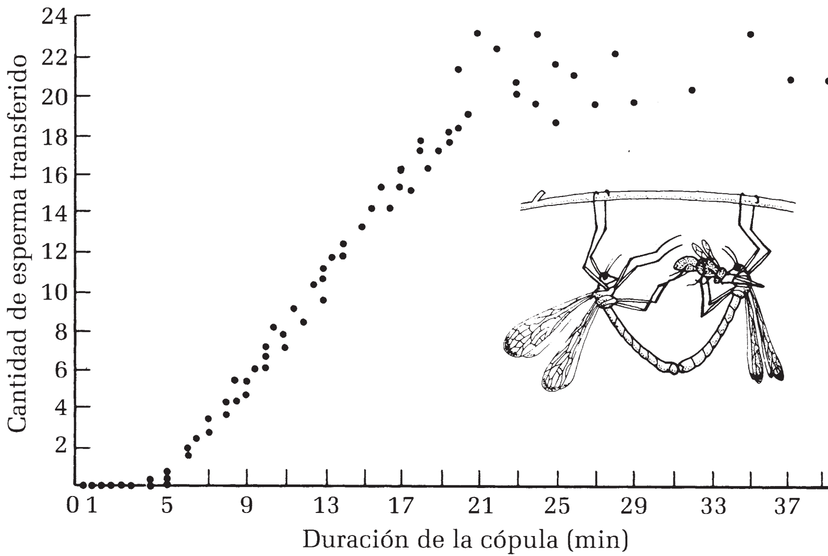


Figura 15.12.–En las moscas colgantes de Norteamérica (*Hylobitacus apicalis*), el tiempo que la hembra se mantiene copulando con el macho depende del tamaño de la presa nupcial que éste le ofrece (a), lo que a su vez repercute en el número de huevos que éste fecunda (b) (de Thornhill, 1976a).

escasas o nulas suele ocurrir la muerte después del apareamiento (por ejemplo en el salmón del pacífico), con lo cual no deben extrañarnos tanto los apareamientos kamikazes. En las especies en que éstos ocurren parece que las hembras se aparean sólo una vez en la vida, y por tanto las esperanzas del macho de conseguir otra hembra pueden ser muy escasas (Parker 1979). La masa corporal del macho contribuye a la formación de los huevos y a aumentar por tanto el número de sus descendientes.

Este planteamiento no es por supuesto incompatible con el desarrollo de ciertas estrategias por parte de los machos de algunas de estas especies para evitar ser comido (revisión en Halliday, 1980). Lo que probablemente ocurra es que la fuerza selectiva que produce estas estrategias será menor cuanto menores sean las probabilidades de futura reproducción. En sentido más estricto: según sea el balance de beneficios cuando el macho es comido o no, teniendo en cuenta no sólo la probabilidad de futuros apareamientos sino la reducción en el número de descendientes de la primera cópula si no es devorado, etc.

Cuanto mayor es la exigencia de inversión por parte de la hembra, más se limita la posibilidad de poliginia para los machos, ya que cada apareamiento les cuesta más y se les acaba antes su presupuesto. A veces la contribución del macho es tan grande que se convierte en recurso limitado para las hembras. En estos casos las hembras compiten por los machos, éstos se vuelven más selectivos, y los papeles típicos de cada sexo se invierten.

b) Buenos genes

Si existe variabilidad genética entre los machos, y algunos son genéticamente «mejores» que otros, la hembra puede aumentar las probabilidades de éxito de su progenie seleccionando cuidadosamente al macho en base a algún carácter fenotípico supuestamente relacionado con alguna ventaja genética. No olvidemos que mediante reproducción sexual, el 50% del éxito de los genes que un animal pone en sus hijos depende de los genes que los acompañen procedentes del otro animal, ya que el fenotipo que va a ser sometido a la selección se construye entre las dos dotaciones genéticas.

El hecho de si existe o no verdadera elección basada en caracteres fenotípicos de los machos es un tema aún en controversia para muchos de los casos estudiados. A menudo los efectos de la competencia entre machos se confunden con posibles elecciones por parte de las hembras. No obstante, existen buenos ejemplos de que en determinados casos sí que existe realmente elección por parte de las hembras, que no tiene que ver con la obtención de recursos.

A veces la elección de la hembra ocurre simplemente porque el macho se hace más fácilmente detectable con lo cual ahorra a la hembra tiempo de

búsqueda. Arak (1983) demostró que las hembras del sapo corredor (*Bufo calamita*) elegían a los machos que emitían sonidos de mayor volumen, simplemente porque las hembras en su búsqueda se mueven pasivamente entre gradientes de sonido. En otros casos los mecanismos pueden ser más complejos.

Los machos de unas interesantes aves de Nueva Zelanda, construyen estructuras consistentes en dos haces verticales de hierbas secas, llamados «bowers» o «pérgolas», mediante los que atraen a las hembras. Estas construcciones pueden estar decoradas con multitud de objetos llamativos como flores, hojas, conchas de moluscos, o incluso objetos humanos como tapones de botella, o hasta cepillos de dientes. Gerald Borgia (1985) filmó con cámaras de video automáticas 22 de estos bowers y encontró que los que estaban más decorados con objetos llamativos atraían más hembras.

Otro bonito ejemplo de elección de pareja son los experimentos de Malte Andersson (1982) con las viudas de cola larga (*Euplectes progne*). En estas aves de las sabanas de África, los machos atraen a las hembras mediante espectaculares saltos por medio de los cuales muestran su plumaje negro y especialmente las largas plumas de su cola. La cola de los machos puede llegar a medir unos 50 cm mientras que la de las hembras mide unos 7. Las hembras, de color críptico, se acercan a estos machos territoriales, se aparean y hacen los nidos dentro del territorio. Andersson estudió 36 machos que dividió en 4 grupos. En uno de los grupos cortó las colas hasta dejarlas de unos 14 cm y los trozos se los pegó a las colas de otro de los grupos que quedaron así alargadas en unos 25 cm. Los otros dos grupos eran controles, uno se dejó sin tocar y al otro se le cortó y volvió a pegar su propia cola. Los machos de cola alargada atraían más hembras que los de los demás grupos (fig. 15.13).

El tema de la elección de pareja ha sido con diferencia el que más a ocupado a los investigadores interesados en la selección sexual, y dentro del estudio de este apartado es donde tradicionalmente se han tratado de encontrar los mecanismos que expliquen la evolución de los caracteres llamativos de dimorfismo sexual, tales como los coloridos que diferencian a los machos de las hembras en muchas especies, los plumajes vistosos de muchas aves, las colas largas de pavos reales, faisanes, etc. A estos caracteres se les suele denominar epigámicos, indicando que deben su origen a la selección mediante elección de pareja, también denominada selección epigámica o intersexual.

Aparte de la fiabilidad de los procedimientos experimentales utilizados para comprobar la existencia de elección, la principal controversia en este campo ha tenido lugar alrededor de los modelos que tratan de explicar cómo podrían evolucionar conjuntamente la tendencia de las hembras a elegir un determinado carácter, y el propio carácter que es elegido en los machos.

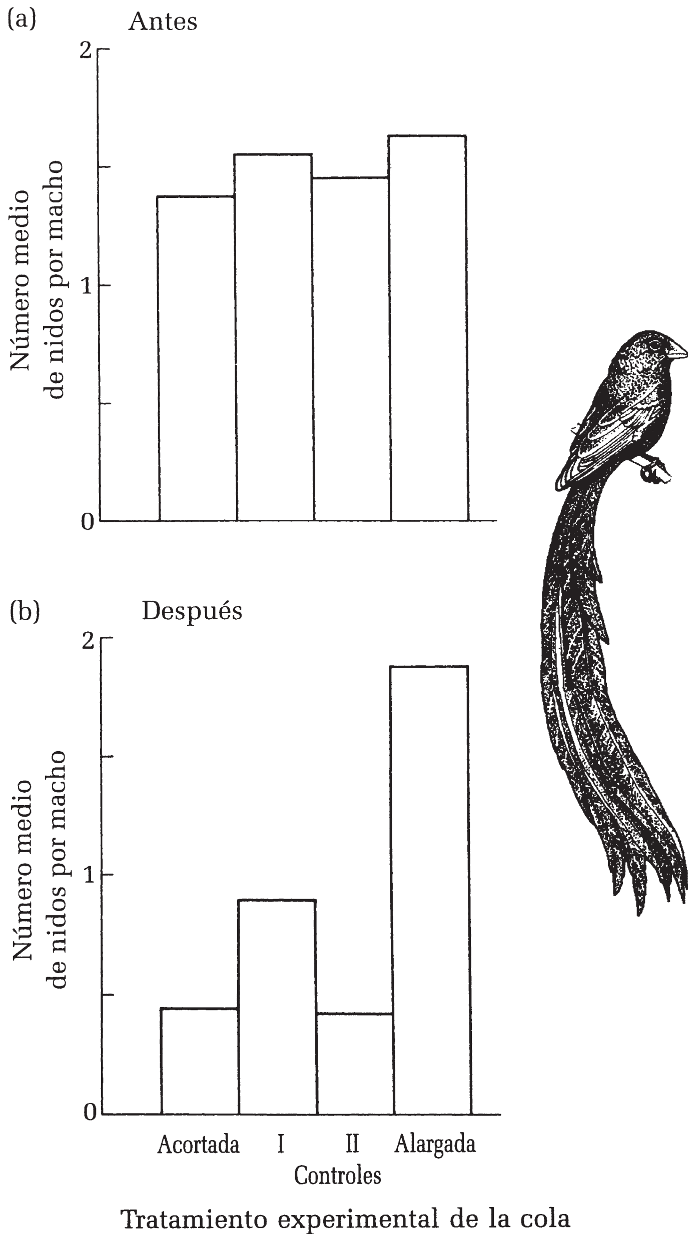


Figura 15.13.–Experimento de Andersson (1982) con las viudas de cola larga (*Euplectes progne*). La parte de arriba (a) muestra que no había diferencia entre los grupos de machos antes del tratamiento experimental. A uno de los grupos de machos se le alargó la cola, a otro se le acortó, un control (I) se dejó sin manipular, y un segundo control (II) se manipuló cortándole la cola y volviéndola a pegar sin alterar la longitud. Los resultados después del tratamiento (b) muestran que los machos de cola alargada atrajeron más hembras, mientras que disminuyeron las atraídas por los demás grupos (de Andersson, 1982).

Los modelos propuestos hasta la fecha podrían clasificarse del siguiente modo:

1) Modelos Fisherianos

Puede ser, por ejemplo, ventajoso para una hembra de alguna especie de ave elegir a un macho con un tamaño de cola un poco más larga de lo normal si esto supone alguna ventaja, por ejemplo para la maniobrabilidad durante el vuelo, y esa característica puede ser heredada por los descendientes.

La elección de cola larga podría continuar en esa dirección, de modo que se eligiera un tamaño de cola cada vez mayor. Si esto ocurre, la cola probablemente sea más larga del óptimo para el vuelo, con lo cual se convierte en un carácter costoso que puede reducir la viabilidad. Los machos de viudas tienen una cola de hasta 50 cm cuando el óptimo probablemente sea de unos 7, que es el tamaño de la de la hembra.

Fisher (1930) fue el primero en formular la idea de que estos caracteres podrían evolucionar simplemente si son atractivos para las hembras. Fisher suponía que el origen podría estar basado en alguna correlación con viabilidad, pero una vez que comienza el proceso de elección tiene lugar un fenómeno de retroalimentación positiva que Fisher denominó «runaway», de modo que los machos de cola larga, por ejemplo, tendrían más éxito (a pesar del efecto en contra de la viabilidad) debido a que serían más elegidos por las hembras lo cual contrarrestaría el costo. En esa situación, una hembra debería elegir a los machos de cola larga porque así sus hijos heredarían el carácter y serían más atractivos para las hembras (hipótesis que se ha denominado del «hijo sexy», del inglés «sexy son»).

Esta idea ha sido posteriormente ampliada y modelada por O'Donald, 1962, 1967; Lande, 1981; Kirpatrick, 1982. La clave del funcionamiento del proceso es que cuando una hembra elige cola larga, los hijos que se producen llevan tanto los genes responsables de esa preferencia como los que determinan la longitud de la cola (procedentes del padre). Se produce así una asociación o covarianza entre ambos tipos de genes de modo que un avance en la longitud de cola preferida conlleva un avance también en la longitud real de la cola. Este proceso «explosivo» en términos evolutivos, no iría hasta el infinito debido a que a medida que la longitud de la cola se aparta mucho del óptimo para otras fuerzas de la selección natural, los costos asociados comienzan a contrarrestar los beneficios derivados de la atracción de hembras de modo que se establece un equilibrio (fig. 15.14).

El costo que supone para las hembras la elección de pareja tiene gran importancia para el funcionamiento de este tipo de modelos. Si existe costo de elección sobre un carácter que en sí mismo no representa beneficios para las hembras o sus crías, el equilibrio evolutivamente estable se alcanza cuando no existe elección (Kirkpatrick, 1985, 1987a, b;

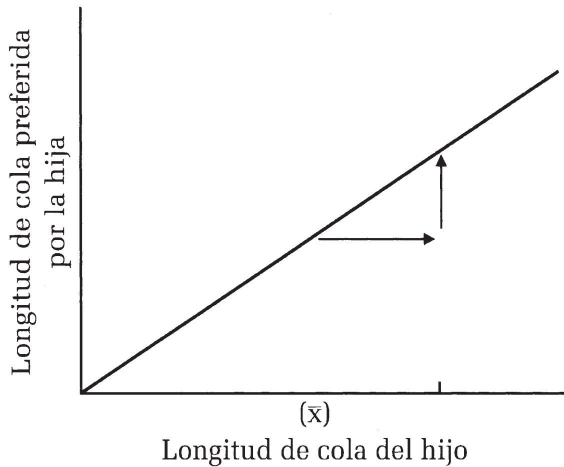


Figura 15.14.–Modelo de «runaway» de Fisher: cuando se inicia una preferencia de las hembras por los machos de cola larga, los hijos que se producen llevan tanto el componente genético responsable de la cola larga (procedente del padre) como el de la preferencia por cola larga (procedente de la madre). En estas condiciones ocurre que la longitud de la cola en los machos y la longitud de cola preferida por las hembras varían del mismo modo, siendo la pendiente de la recta el grado de asociación o covarianza. Si igual número de hembras tienen preferencia por longitudes de cola a ambos lados de la longitud media no se producirá cambio. Si por el contrario, predominan las de preferencia por cola algo más larga de la media ocurrirá un *feedback* positivo en la dirección de las flechas. Una vez sobrepasada la longitud óptima desde el punto de vista de la utilidad de la cola en otros terrenos de la selección natural, se establecerá un equilibrio en función de la fuerza ejercida por la selección basada en la elección de pareja.

Pomiankowski, 1987a, b, 1988). El costo de elegir puede reducirse si los caracteres elegidos son especialmente conspicuos de modo que una hembra encontraría más fácilmente pareja si se fija en esos caracteres que si no lo hace (Kirkpatrick, 1987a, b). Otra circunstancia que puede hacer viable los modelos Fisherianos con elección costosa para las hembras es la existencia de «mutación sesgada». Esto es, las mutaciones, que ocurren al azar, no tienden a desviar el carácter por igual a ambos lados del óptimo, sino que tienden con mayor probabilidad a disminuir la eficacia del carácter que a aumentarla, llevando el carácter por debajo de su óptimo desde el punto de vista de la selección natural. Esta circunstancia parece bastante realista para la mayoría de los caracteres, tanto más cuanto más complejos sean éstos. En este caso los genotipos fruto de una elección aleatoria podrían estar muy por debajo en aptitud que aquellos producto de una elección sobre el carácter, de modo que los costos de elección podrían ser de este modo compensados (Pomiankowski *et al.*, 1991).

2) Hándicaps

La idea del hándicap fue originalmente propuesta por Amotz Zahavi (1975, 1977a). Se basa en el hecho de que las hembras pueden elegir una

señal que es costosa para el macho (en términos de supervivencia, etc.), precisamente porque esa señal revela aptitud del macho, ya que éste es capaz de sobrevivir a pesar de llevar el carácter costoso o hándicap. Pueden considerarse tres tipos de modelos que incluyen la idea del hándicap.

a) *Hándicap puro*: Es el más simple. Asume la existencia de un costo ligado al carácter, en el cual se basaría su fiabilidad como señal. Las características genéticas del macho determinarían el desarrollo fenotípico del carácter; estando la magnitud del carácter y como consecuencia su costo, ligados a esas características genéticas. Para que un macho con el hándicap se mostrara ante las hembras en condiciones físicas comparables a otro sin el hándicap, sería necesario que tuviese otros genes «superiores» cuyo efecto contrarrestase el costo del hándicap. En estos genes estaría interesada la hembra y la manera de detectarlos sería fijándose precisamente en los hándicaps. Cuando este argumento se trató de comprobar mediante un modelo formal se encontró que el problema principal era que los hijos no sólo heredarían los genes responsables de esa aptitud extra sino también los del hándicap, con lo cual el beneficio neto podía anularse, y la mejor estrategia para las hembras sería no elegir (Davis y O'Donald, 1976; Maynard Smith, 1976, 1978b; Kirkpatrick, 1986).

b) *Hándicap revelador*: Hamilton y Zuk (1982) propusieron un mecanismo por el cual podría explicarse la evolución de caracteres como colores brillantes, cantos elaborados, etc. en los machos. Se basa en el hecho de que los parásitos y patógenos afectan en gran medida al brillo y colorido, de modo que si las hembras muestran preferencia por machos coloreados estarán transmitiendo a su descendencia genes de resistencia a parásitos y patógenos. Según este mecanismo es esperable que en las especies que viven en ecosistemas con fuerte presión biótica, por ejemplo en ambientes tropicales, los machos desarrollen coloridos más vistosos y brillantes como señal fiable de no parasitación, debido a que los beneficios que obtienen las hembras mediante la elección son mayores en esas zonas. Se ha encontrado correlación entre el colorido de los machos y el número de parásitos específicos para varios grupos zoológicos incluyendo aves (Hamilton y Zuk, 1982; Read, 1987), peces (Ward, 1988), etc.

c) Hándicap condicional: Tras argumentos verbales de West-Eberhard (1979) y otros, fue modelado formalmente por Malte Andersson (1986). El modelo implica a tres loci. Supone que un macho con el gen A para el hándicap, sólo desarrolla el carácter si lleva también un gen B que influye positivamente en la viabilidad. Las hembras con el alelo C eligen a machos que poseen el hándicap (A), y por tanto están eligiendo indirectamente a portadores del alelo B de viabilidad. Lo crucial de este modelo es que se reduce el costo del hándicap ya que sólo se desarrolla el carácter cuando hay beneficios esperados que lo contrarrestan, con lo cual se supera el principal problema de la hipótesis de Zahavi (a).

Se han esgrimido como evidencias a favor de la existencia de este mecanismo, los caracteres que aparecen en los machos en distinta intensidad según la aptitud del animal, como por ejemplo los cuernos de los cérvidos, las crestas nupciales en los tritones macho, los colores brillantes en peces y aves, etc. (Andersson, 1986), y recientemente los caracteres epigámicos del macho de avutarda, los cuales no sólo se desarrollan siguiendo un gradiente de aptitud, sino que existe un umbral de condición física por debajo del cual los machos prefieren «ahorrar» a base de no producir caracteres costosos, los cuales incluyen casi un tercio de aumento de peso que necesitan adquirir al principio del celo para tener esperanzas de atraer hembras (Carranza e Hidalgo, 1993).

Evidentemente los mecanismos anteriores no son mutuamente excluyentes. Cada uno de ellos se dirige más bien a responder a la pregunta de si un hipotético mecanismo basado solamente en, por ejemplo, el hándicap condicional, podría explicar por sí solo la evolución de caracteres y preferencias. Si la respuesta es afirmativa, puede ser igualmente cierto que simultáneamente se de un efecto tipo runaway de Fisher que acelere el proceso. En definitiva el objetivo es identificar fuerzas selectivas con entidad propia, las cuales es esperable que actúen en conjunto pudiendo, no obstante, predominar unas u otras en función de las circunstancias propias de cada especie y medio ambiente.

Otro problema a tener en cuenta, y que a menudo es olvidado en los modelos de elección de pareja, es el hecho de que las hembras en muchas especies se ha visto que se copian a la hora de elegir. Si los criterios de elección no son independientes para cada hembra y una hace lo que ve a las otras, la varianza en el éxito reproductivo de los machos se hace aún mayor, y el funcionamiento de los modelos puede cambiar (Wade y Pruett-Jones, 1990; Pruett-Jones, 1992). Se ha encontrado evidencia de que las hembras copian la elección de otras en especies como el gallo lira (*Tetrao tetrix*; Hoglund *et al.*, 1990), el gamo (*Dama dama*; Clutton-Brock y McComb, 1993), el guppy (*Poecilia reticulata*; Dugalkin y Godin, 1993), etc.

15.3.3. Intensidad de la selección sexual

Como componente de la selección natural, la selección sexual es considerada como una fuerza que produce cambios en las frecuencias génicas, es decir, evolución de determinados caracteres. Esta fuerza, o conjunto de fuerzas, debe tener una magnitud que influirá en la intensidad con que ocurran los cambios evolutivos en los caracteres afectados por ella.

Varios autores han trabajado en la línea de encontrar una medida apropiada para esta fuerza (revisión en Bradbury y Andersson, 1987). Toda selección está basada en diferencias en eficacia biológica y parece por

tanto que la varianza en el éxito reproductivo debería estar relacionada con la magnitud o intensidad de la selección. Esta varianza puede medirse para cada uno de los dos sexos por separado. Una vez aquí, el problema que se plantea es separar qué parte de esa varianza está relacionada con la selección sexual que queremos medir o con otros componentes de la selección natural. Una posibilidad propuesta por algunos autores es calcular la relación entre esta varianza para los machos y para las hembras. Las diferencias entre ambas varianzas estarían relacionadas con las diferencias en la selección natural actuando independientemente en ambos sexos, lo cual parece estar en la línea del enunciado original Darwiniano de selección sexual.

Un posible problema de este procedimiento es que, en todo caso, medimos diferencias entre dos selecciones. Es decir, las varianzas que la selección sexual provocara independientemente en machos y en hembras no estarían siendo medidas, sino tan sólo la diferencia entre ambas.

Supongamos que hemos llegado a un acuerdo sobre la varianza en eficacia biológica. Esta medida es únicamente de *oportunidad para la selección*, no de intensidad real de la selección. Esto es así porque la selección es considerada como tal porque actúa favoreciendo el éxito reproductivo asociado a un determinado carácter heredable; no es por tanto selección una varianza debida a diferencias aleatorias en éxito reproductivo. Debe existir, por tanto, una covarianza entre algún carácter y el éxito reproductivo asociado, lo cual produciría el predominio de ese carácter a lo largo de las generaciones.

No obstante, algunos autores consideran la oportunidad para la selección como una buena medida relacionada con la intensidad de la selección aunque no sea propiamente ésta (Wade, 1987).

Contando con la medida de la oportunidad para la selección y con una covarianza entre algún carácter y el éxito reproductivo, la selección se traducirá en cambio evolutivo real en función de la heredabilidad del carácter. Si el carácter tiene una heredabilidad muy baja, una gran intensidad de selección necesitará muchas generaciones para producir algún cambio apreciable en la distribución del carácter en la población.

Por otro lado, la medida de intensidad no nos dice nada de las razones por las cuales opera esa selección, con lo cual difícilmente podemos estar seguros de que lo que estamos incluyendo como selección sexual se ajusta a la definición teórica del proceso.

A los esfuerzos por cuantificar la intensidad de la selección sexual no les faltan las críticas (ver Grafen, 1987). La selección sexual es algo no netamente diseccionable de la selección natural, y por tanto el asignarle una magnitud numérica significa arbitrar un procedimiento para delimitar numéricamente algo que ni siquiera está claramente diferenciado en la teoría. Para algunos esta delimitación no es deseable, y ponen en

duda su utilidad, abogando más bien por la cuantificación de fenómenos relacionados con la selección sexual, tales como el modo y magnitud con que distintos valores de un carácter afectan al éxito reproductivo, etc., pero no de la selección sexual en sí misma (Grafen, 1987).

15.3.4. Consecuencias de la selección sexual

La selección sexual, como toda fuerza evolutiva, tiene como consecuencia la aparición de cambios, que en este caso serán diferentes para machos y hembras. Estas diferencias entre sexos serán a su vez responsables de que las estrategias para maximizar la eficacia biológica se hagan distintas, con lo cual se incrementan las propias diferencias entre la selección actuando sobre machos y sobre hembras. En realidad las consecuencias de la selección sexual pueden ser también causas del siguiente paso selectivo. El tamaño de óvulos y espermatozoides, que condiciona todo el proceso posterior, es consecuencia de la primera selección sexual, es decir, la selección divergente que produjo la anisogamia.

La consecuencia más evidente de la selección sexual es el denominado genéricamente dimorfismo sexual. Este término hace referencia a las diferencias morfológicas entre machos y hembras de una misma especie, tales como colores, tamaño corporal, desarrollo de armas, etc. Es previsible que estas diferencias morfológicas sean más acusadas cuanto mayor sea la magnitud de la selección sexual. La aparición de dimorfismo suele estar, por tanto, relacionada con sistemas de apareamiento polígamos, en los cuales la varianza en el éxito reproductivo del sexo que menos invierte es alta. No obstante, las especies monógamas pueden presentar también marcadas diferencias dimórficas. En este caso se deben a los modos en que ambos participan en las tareas reproductivas. En muchas aves monógamas, por ejemplo, el macho se ocupa de defender el territorio donde se encuentra el nido, y esto provoca la aparición de señales comunicativas acústicas (canto) o visuales (zonas coloreadas o plumas especiales) que intervienen en las relaciones con los machos vecinos.

El desarrollo de dimorfismo sexual se ve a menudo limitado por la correspondencia o correlación genética entre machos y hembras. Esto es, muchos de los caracteres que están siendo seleccionados en los machos se encuentran en autosomas que portan igualmente las hembras. A menudo estos caracteres se expresan también en el fenotipo de la hembra, aunque generalmente en menor medida que en el macho (Lande, 1987). Este hecho fue ya observado por Darwin (1859), quien indica que los caracteres sexuales secundarios de los machos tienen a menudo réplicas rudimentarias en las hembras.

Otras limitaciones del dimorfismo, como de cualquier consecuencia de la selección sexual, son las derivadas de la acción de fuerzas opuestas de

la selección natural. En realidad cualquier fuerza selectiva podría contar con fuerzas en sentido opuesto de modo que sus efectos fueran contrarrestados. El aumento en la longitud de la cola en los machos, por ejemplo, llegará hasta el punto en el que los beneficios debidos a apareamientos igualen a los costos o desventajas en el éxito reproductivo total derivados de otras actividades como conseguir comida o escapar de los predadores.

Las diferencias entre sexos no se reflejan únicamente en la morfología, sino que afectan a las estrategias vitales en su conjunto.

Por ejemplo, en especies poligínicas en las que los machos para conseguir reproducirse necesitan ganar en la competencia directa con otros machos, para tener éxito deben alcanzar un determinado tamaño. En todo ser vivo existe una disyuntiva entre crecer o madurar sexualmente y reproducirse. El punto óptimo en el cual cambiar de la primera a la segunda alternativa puede ser diferente para machos y para hembras. Esto provoca el llamado *bimaturismo sexual*, o simplemente bimaturismo, es decir, distinta edad de maduración sexual para machos y para hembras. En las especies poligínicas, por estas razones, los machos suelen madurar más tarde que las hembras. La figura 15.15 muestra este hecho en el hombre (*Horno sapiens*; Daly y Wilson, 1983).

El período reproductivo en los machos poligínicos no sólo comienza más tarde en la vida, sino que acaba antes. La alta competencia entre los

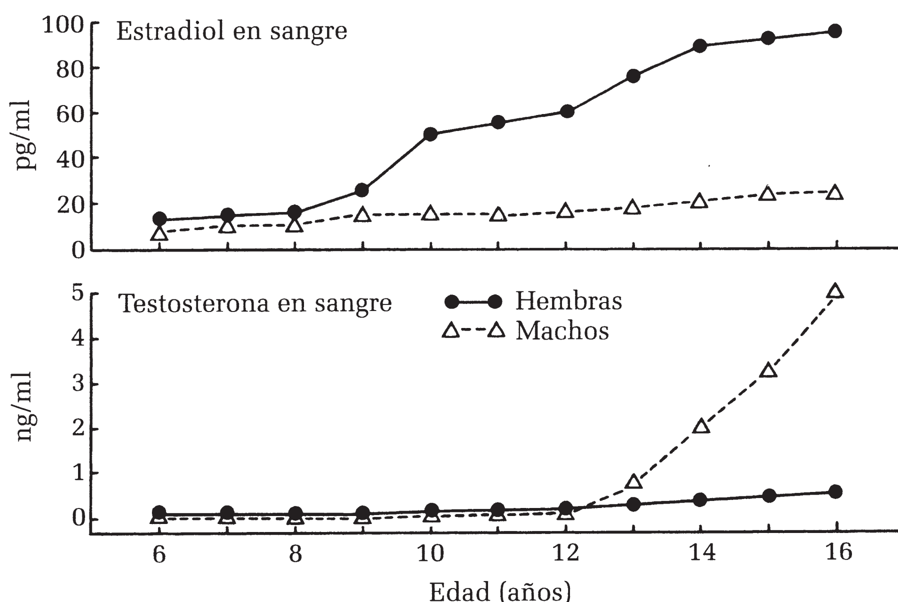


Figura 15.15.–Inicio de producción de hormonas sexuales en la especie humana, como causa próxima de los procesos de madurez sexual. El estradiol en las hembras es producido a más corta edad que la testosterona en los machos (de Daly y Wilson, 1983).

machos hace que el período en el cual un animal está en plena forma para superar a otros sea breve, y durante ese período la potencialidad reproductiva sea muy alta. La figura 15.16 muestra las variaciones en éxito reproductivo a lo largo de la vida de machos y hembras en el ciervo (*Cervus elaphus*). El período óptimo para los machos es más breve que para las hembras, comienza más tarde y acaba antes, y presenta en el centro un pico más alto (Clutton-Brock *et al.*, 1988a).

Después de la época reproductora, cuando la probabilidad de futura reproducción es despreciable, tanto los «buenos» como los «malos» fenotipos tendrán la misma, prácticamente nula, esperanza de reproducción. Esto significa que la selección natural, que se basa en diferencias en éxito reproductivo, no estaría ejerciendo efecto en esa etapa de la vida. Por esta razón, todos los problemas que afecten negativamente a la supervivencia en esa etapa, no podrán ser contrarrestados por la selección natural y se irán acumulando. Esta etapa de acúmulo de deficiencias y decline de la supervivencia (la vejez), es más temprana en los machos que en las hembras, en las especies poligínicas. La figura 15.17 muestra este hecho para los carneros Soay y para la especie humana.

El sexo con mayor potencialidad reproductiva, por ejemplo machos poligínicos en el período óptimo de su vida reproductora, suelen ser más propensos a realizar actividades arriesgadas. Si el rango de éxito reproductivo potencial es amplio, el incurrir en determinados riesgos puede resultar en notables aumentos en el éxito reproductivo con respecto a la media. La tendencia a sobresalir en la competencia con otros machos, a demostrar capacidades extraordinarias, etc., debe haber sido fuertemente

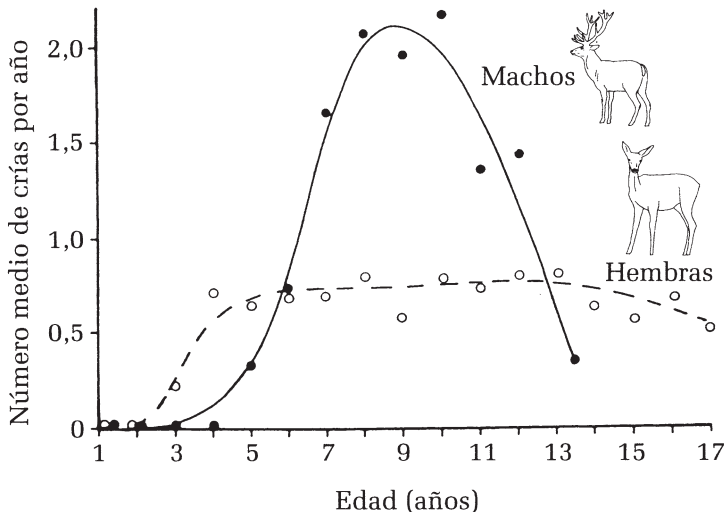


Figura 15.16.–Número medio de crías por año para machos y hembras de ciervo (*Cervus elaphus*) en función de la edad (de Clutton-Brock *et al.*, 1988a).

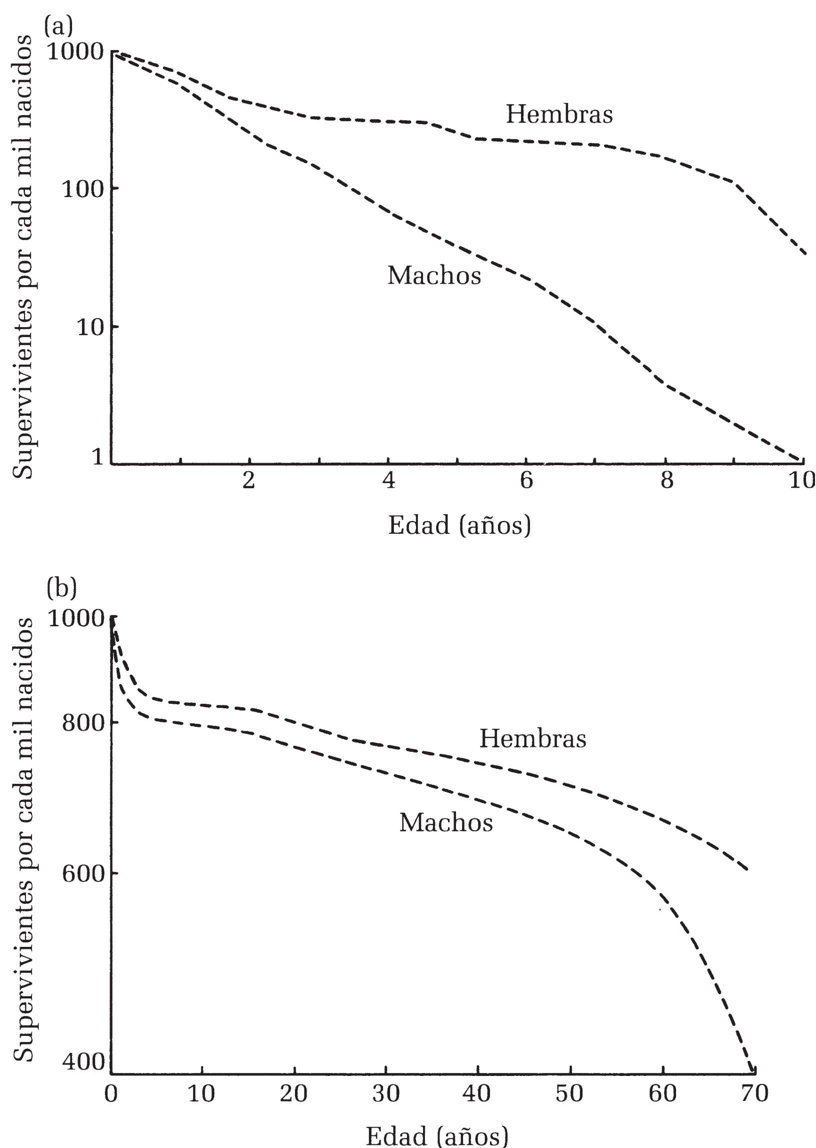


Figura 15.17.–Curvas de supervivencia para los carneros Soay (*Ovis sp.*) (a) y para la especie humana (b). En ambos casos la supervivencia en los machos declina antes que en las hembras (de Daly y Wilson, 1983).

seleccionada en los machos poligínicos. La mortalidad de los machos es mayor que la de las hembras en muchas especies. En la especie humana, por ejemplo, las muertes por causas externas (accidentes) son mucho más altas en varones que en mujeres, especialmente en el período entre los 15 y los 40 años de edad (Daly y Wilson, 1983).

La selección sexual favoreciendo determinados caracteres en los machos puede provocar cambios en las hembras debido a que éstas son las que «producen» a los machos. Por ejemplo si los machos son de mayor tamaño a una madre le costará más producir un macho que una hembra, y esto afectará también al sexo que se elige producir así como a la proporción de sexos de la población.

Recientemente se ha puesto de manifiesto otra nueva consecuencia de la selección sexual: la reducción del tamaño de camada en mamíferos. El fundamento es sencillo: en una especie poligínica, cuando la varianza en el éxito reproductivo de los machos es alta y el éxito depende del tamaño corporal (el cual a su vez es influido por el tamaño al destete, esto es, gasto que la madre realiza en la cría), la relación entre el éxito reproductivo esperado y el gasto que la madre invierte en la cría es sigmoidal (fig. 15.18). En estas condiciones interesa más producir una cría grande que dos de mediano tamaño. Cuanto más fuerte es la selección sexual favoreciendo el tamaño en los machos más tienden a concentrarse los recursos en pocas crías por parto. En efecto, en los mamíferos cuanto mayor es el dimorfismo sexual en peso (como índice de la selección se-

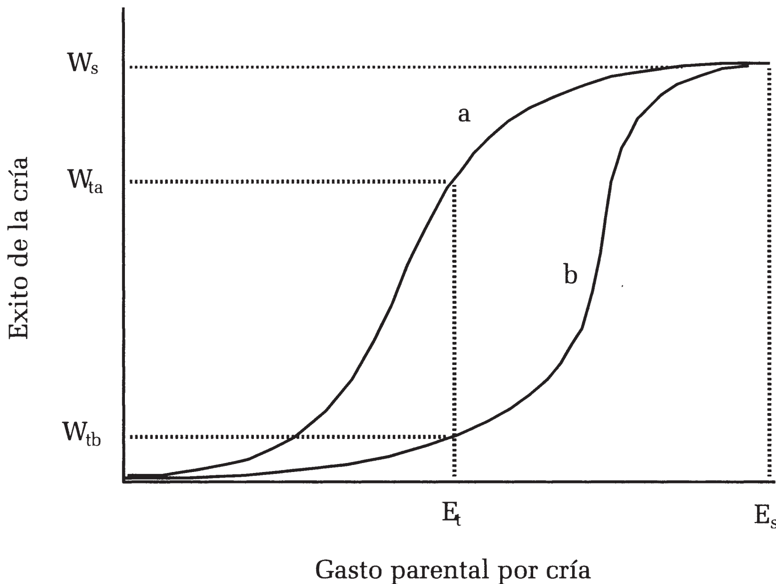


Figura 15.18.–Éxito reproductivo esperado de la cría en función del gasto maternal. Cuando la selección sexual es fuerte favoreciendo el peso en los machos, la curva se hace más sigmoidal (b), con lo que en esas condiciones interesa acumular el presupuesto de gasto maternal en una única cría grande en lugar de producir dos de mediano tamaño. E_s: gasto para una cría; E_t: gasto para cada cría cuando se producen gemelos, es decir el presupuesto total se reparte entre dos crías; W_s: éxito esperado cuando se produce una sola cría; W_{ta} y W_s: éxito esperado de la cría cuando se han producido gemelos, para cada tipo de curva a y b respectivamente (de Carranza, en prensa).

xual favoreciendo tamaño en los machos) menor es el número de crías por parto (Carranza, en prensa).

En general se puede afirmar que la selección sexual afecta a gran cantidad de procesos en la vida de los organismos, de modo que se pueden encontrar numerosos ejemplos en los que machos y hembras difieren, y esas diferencias son influidas en cierta medida por la selección sexual.

15.3.5. Cuidado parental, tasas reproductivas potenciales, sistemas de apareamiento y selección sexual: visión global

Si uno de los sexos gasta más que el otro en cuidado parental, el primero ver normalmente limitada su capacidad teórica de producir crías, es decir, su tasa reproductiva potencial (Clutton-Brock y Vincent, 1991). Esta tasa es alta, por ejemplo, en los machos que sólo aportan esperma, ya que en teoría podrían ser padres de un número elevadísimo de hijos. Las hembras de mamíferos, en contraposición, dado que tienen que soportar la preñez y la lactancia para producir cada cría o carnada, su tasa reproductiva potencial tiene un máximo mucho menor que para los machos.

Las diferencias en las tasas reproductivas potenciales entre ambos sexos están a su vez relacionadas con el sistema de apareamiento. Recientemente se ha propuesto, basado en el principio de Bateman (1948), que la clasificación de los sistemas de apareamiento puede entenderse en base a la relación que existe entre el incremento en número de apareamientos y el incremento en número de hijos para cada sexo. Esto es, en un sistema poligínico, por ejemplo, un aumento en apareamientos se traduce en un aumento en hijos para los machos pero no tanto para las hembras. En un sistema poliándrico ocurre al contrario, y en uno monógamo perfecto ambos sexos se encuentran limitados por el cuidado parental, de modo que el aumento en apareamientos tendría poca repercusión en cuanto aumento en el éxito reproductivo (Arnold y Duvall, 1994).

El sexo cuya tasa reproductiva potencial está más limitada será más selectivo en el apareamiento. La táctica de elección se puede concentrar en conseguir buenos genes para la descendencia, o en tratar de provocar un aumento en el aporte de recursos por parte del otro sexo.

Buenos genes: Si se eligen buenos genes, la tasa reproductiva potencial del sexo que menos invierte no se ve reducida, por tanto habrá alta competencia entre los individuos de ese sexo, cuya varianza en el éxito reproductivo será alta, como también lo será la magnitud de la selección sexual. En estas condiciones la productividad de la pareja se ver reducida debido al fenómeno que tratamos en el capítulo 14 bajo el término «costo del sexo».

Recursos: Si, por el contrario, el sexo que más gasta en cuidado parental trata de aumentar el gasto del otro, la tasa reproductiva potencial de este último se verá normalmente limitada, se reducirá la varianza en su éxito reproductivo, al igual que ocurrirá con la magnitud de la selección sexual. En el punto en que el gasto total necesario fuera compartido por ambos componentes de la pareja, la productividad sería máxima y no tendría lugar la reducción debida al llamado costo del sexo.

En base a lo anterior se podría hacer una predicción, que quedaría pendiente de ser comprobada empíricamente. En ambientes en los que los factores que afectan a la supervivencia de las crías pueden ser contrarrestados eligiendo buenos genes (p. ej., la acción de los parásitos) se favorecerá la elección de genes y el dimorfismo sexual será marcado. Si la supervivencia depende del aporte de alimento y no de la competencia biótica se elegirá inversión, y el dimorfismo sexual será menos exagerado. Es esperable dimorfismo en medios con alta competencia biótica tales como los ecosistemas tropicales, mientras que debería ser más frecuente la inversión compartida y poco dimorfismo sexual en zonas templadas o frías.

El sexo que más gasta en cuidado parental y que es aparentemente explotado por el que menos invierte, tiene como consecuencia en su mano la decisión evolutiva de hacer o no invertir al otro sexo mediante su exigencia a la hora de aparearse. Evidentemente pueden jugar aquí un papel decisivo limitaciones derivadas de los ciclos vitales y del medio ambiente, pero es esperable que en promedio esta exigencia tenga una fuerza proporcional a la diferencia entre las tasas reproductivas potenciales de ambos. Con esa exigencia influirá en parámetros evolutivos tales como el costo del sexo y la dirección e intensidad de la selección sexual, así como en las consecuencias de esta última.

15.4. Resumen

Machos y hembras están obligados a cooperar para conseguir dejar descendientes en un sistema de reproducción sexual. Sin embargo los intereses de ambos no coinciden, ya que a menudo el éxito reproductivo de los machos se ve limitado por el número de apareamientos que consigan mientras que en las hembras depende de sus capacidades para producir crías viables. Las hembras pueden aumentar su éxito reproductivo si consiguen que el macho participe en el cuidado parental, con lo cual se establece un conflicto de intereses entre ambos sexos. Los condicionantes ecológicos y los ciclos vitales de cada especie determinan el modo en que se resuelve este conflicto y dan lugar a los distintos sistemas de apareamiento. Los sistemas de apareamiento resultan del conjunto de estrategias adoptadas por los miembros de una población. La variabilidad de condicionantes provoca la aparición de diferentes estrategias, a veces

dependientes de factores medioambientales externos a la población, y a veces dependientes de las estrategias adoptadas por los demás miembros de la población. En general, los sistemas poligínicos y poliándricos se caracterizan porque el éxito reproductivo depende del número de apareamientos en uno de los sexos (machos o hembras respectivamente) mientras que en el otro sexo se encuentra limitado por su capacidad de invertir en crías. El sistema será más monógamo cuanto más afecte esta limitación a ambos sexos.

La selección sexual constituye un conjunto de fuerzas evolutivas que surgen como consecuencia de la existencia de las estrategias macho y hembra. Las diferencias en las tasas reproductivas potenciales hacen que los individuos del sexo de mayor tasa reproductiva potencial (generalmente los machos) compitan por los individuos del otro sexo que se convierten en un recurso escaso (generalmente las hembras). El sexo de menor tasa reproductiva potencial suele desarrollar mecanismos de elección de pareja por medio de los cuales contribuye a determinar qué caracteres serán favorecidos por la selección en los individuos del otro sexo. La opción de elegir pareja puede ser utilizada por la hembra para conseguir machos que inviertan en la descendencia. Esto suele tender a reducir la tasa reproductiva potencial de los machos en favor de la de las hembras, así como la fuerza de la selección sexual. Por el contrario la hembra puede utilizar criterios de elección en los que prime la calidad genética de los machos, evaluada mediante algún rasgo fenotípico. Este tipo de criterios conlleva mayor tasa reproductiva potencial en los machos y selección sexual más fuerte. La selección sexual al actuar de distinto modo en machos y hembras produce consecuencias evolutivas que acentúan las diferencias entre sexos.

Capítulo 16

La evolución del cuidado parental

MONTSERRAT GOMENDIO

16.1. Introducción

La forma en que machos y hembras cuidan de sus crías varía mucho entre los distintos grupos de animales. Para ilustrar la gran diversidad de tipos de cuidado parental basta mencionar los patrones más comunes en tres grupos de vertebrados. En muchos peces no hay cuidado parental más allá de la producción de gametos y cuando lo hay uno sólo de los progenitores se limita a airear los huevos o a protegerlos de los predadores. En aves los óvulos fertilizados se recubren de una cáscara protectora y son expulsados al exterior aproximadamente 24 horas después de la fertilización. Una vez en el exterior los huevos han de ser incubados hasta que eclosionan y los pollos son alimentados por ambos progenitores con comida que aportan al nido. En mamíferos los óvulos fecundados permanecen en el interior de la hembra donde reciben alimento a través de la placenta durante toda la gestación. Después del parto la madre amamanta a las crías hasta que éstas se hacen independientes. En la mayoría de los mamíferos el macho no participa en absoluto en el cuidado de las crías. ¿Por qué cuidan de sus crías de formas tan distintas estos grupos animales? El entender cómo y por qué han evolucionado los tipos de cuidado parental que hoy observamos es un problema fundamental dentro de la biología evolutiva. La importancia de este problema se acentúa cuando se tiene en cuenta que los patrones de cuidado parental determinan en gran medida aspectos tales como el nivel de competición que existe entre machos (o más raramente entre hembras) por conseguir pareja (Trivers, 1972; Gwynne, 1991) y el tipo de sistema de apareamiento (Vehrencamp y Bradbury, 1984; Krebs y Davies, 1987; Clutton-Brock, 1989, 1991).

Recientemente el estudio del cuidado parental se ha visto tremendamente influido por la integración de la teoría evolutiva darwiniana (Darwin, 1859), al igual que muchos otros campos dentro de la etología.

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 407-442. 1994.

Desde una perspectiva evolutiva se asume que la selección natural ha moldeado el comportamiento de los individuos, de forma similar a como ha actuado a lo largo de la historia evolutiva sobre otros niveles como la morfología o la fisiología. El comportamiento animal se entiende como parte integral del complejo de adaptaciones biológicas que han sido diseñadas por la selección natural de forma que aumenten las posibilidades de supervivencia y reproducción del organismo dentro de determinados contextos ecológicos y sociales. Puesto que la selección natural sólo actúa sobre la reproducción diferencial de los individuos, para conocer el valor adaptativo de una estrategia determinada es necesario conocer cuáles son sus costos y beneficios a nivel reproductivo. Por lo tanto, el principal objetivo de este enfoque es entender cómo han evolucionado las estrategias comportamentales que observamos en los individuos a base de analizar las consecuencias reproductivas de las mismas. Por ejemplo, si queremos entender por qué ha evolucionado el comportamiento parental en los machos de una especie determinada debemos examinar cuáles son los beneficios que se derivan de su cuidado (en términos de crecimiento y supervivencia de las crías, o en relación a cómo se ve afectada la hembra por esta ayuda), y cuáles son los costos para el macho (podría ser que un macho que cuida a las crías viese disminuidas sus posibilidades de copular con otras hembras, o si este cuidado supone un esfuerzo energético considerable podría incluso disminuir las posibilidades de supervivencia del macho). La finalidad de este capítulo es hacer una revisión de los tipos de cuidado parental presentes en el mundo animal y analizar su valor como adaptaciones a determinados ambientes ecológicos y sociales.

Una de las contribuciones más importantes dentro de este marco teórico ha sido el concepto de *Inversión parental* definido por Trivers (1972) como todo aquello que un progenitor hace por una cría que aumenta las posibilidades de supervivencia y reproducción de ésta, a la vez que disminuye las posibilidades del progenitor de producir otras crías. Este concepto nos permite distinguir, pues, entre los *beneficios* reproductivos que se derivan del cuidado de una cría determinada en términos de su supervivencia y éxito reproductivo y los *costos* reproductivos que podemos medir a través de la disminución de la capacidad del progenitor de criar más descendientes. Puesto que todo organismo cuenta con recursos limitados, el esfuerzo que ponga en una cría determinada tendrá consecuencias negativas para el resto de su descendencia, incluyendo las crías que aún no han nacido. La teoría evolutiva predice que los progenitores invertirán en cada una de sus crías de forma que maximizen su propio éxito reproductivo a lo largo de su vida. Por lo tanto, el grado de inversión en una cría determinada será la solución óptima que resulta del balance entre los beneficios y costos reproductivos que se derivan de sus acciones.

Pongamos como ejemplo una hembra de ciervo que ha producido una cría en primavera, y al llegar la época de celo, en otoño, la cría tiene unos

meses de edad y aún no ha sido destetada del todo. Si la hembra permite que la cría mame a menudo y obtenga la mayor parte de su nutrición de la leche materna, la madre verá disminuidas sus posibilidades de reproducirse de nuevo cuando entre en estro. Si, por el contrario, la madre no experimenta unos niveles elevados de amamantamiento, sus posibilidades de reproducirse de nuevo serán elevadas. Según la teoría evolutiva, no esperaríamos que la hembra le diese a su cría todo lo que le fuese posible en términos de nutrición, si no que el nivel óptimo de inversión estaría también determinado por los costos que esa inversión supondría para su reproducción futura. Así pues, podríamos predecir que si la cría aún es muy dependiente de la nutrición materna y tiene pocas posibilidades de sobrevivir si no mama a menudo, o si la madre se encuentra en mala condición física y no tiene buenas posibilidades de llevar a buen término otra gestación, la madre mostrará altos niveles de inversión en la cría y sacrificará su oportunidad de reproducirse al año siguiente. Si, por el contrario, la cría se encuentra en condiciones de independizarse nutritivamente y la madre tiene buenas posibilidades de reproducirse de nuevo, la cría será destetada antes de la época de celo y la madre quedará preñada de nuevo.

Es obvio que machos y hembras cooperan para conseguir el objetivo común de producir descendencia, y que progenitores y crías cooperan para llevar a buen término el proceso reproductor. Tradicionalmente todo el énfasis se ponía en esta cooperación entre individuos. La teoría evolutiva propone que para entender muchos de los fenómenos que se observan, además de este grado de cooperación, es necesario tener en cuenta que cada individuo, al perseguir su propio éxito reproductivo, entra en conflicto con otros individuos involucrados. Quizá una de las aportaciones más originales de la teoría evolutiva al estudio del cuidado parental ha sido precisamente el incorporar los conflictos de intereses entre machos y hembras, y entre progenitores y crías.

16.2. El origen del conflicto entre machos y hembras

Para entender el conflicto de intereses entre machos y hembras a la hora de reproducirse hemos de remontarnos al primer paso: la formación de gametos. Las hembras forman unos gametos inmóviles, de gran tamaño, y con abundante materia nutritiva para alimentar al zigoto; estos gametos se llaman óvulos. Por el contrario, los machos producen gametos móviles, de pequeño tamaño, que tan sólo contienen el material genético o ADN y lo estrictamente necesario para que puedan desplazarse hasta el gameto femenino con el que se fusionan. En cierta forma, pues, los gametos masculinos parasitizan la inversión realizada por los gametos femeninos. Estos gametos se denominan espermatozoides y se producen en mucho mayor número que los óvulos. Por lo tanto, mientras que las hembras se

ven limitadas por su elevada inversión en cada gameto a la producción de un número reducido de óvulos, los machos producen suficientes espermatozoides como para fertilizar a un número considerable de hembras. Puesto que en general un macho es capaz de fertilizar todos los óvulos fértiles de que una hembra dispone en un momento dado, las hembras no incrementan su éxito reproductivo si se aparean con varios machos. Sin embargo, dado que un macho produce muchos más espermatozoides de los necesarios para fertilizar a una hembra, un macho puede incrementar considerablemente su éxito reproductivo si consigue aparearse con varias hembras. Cuanto mayor sea el nivel de inversión que una hembra provee después de la fertilización (p. ej., en mamíferos las hembras gestan y lactan), mayor será la asimetría en los niveles de inversión parental que presentan machos y hembras. Como ejemplo podemos recurrir a nuestra propia especie. En ella las mujeres no sólo producen menos gametos que los hombres, sino que sólo producen una cría a la vez, la gestación dura nueve meses y durante la lactancia la reproducción de la madre puede inhibirse por un período superior a dos años. Durante el período de tiempo que transcurre desde la concepción hasta que la madre vuelve a ser fértil (hasta unos 3 años), un hombre podría fertilizar en teoría cientos de mujeres. Esta asimetría en los niveles de inversión tiene una serie de implicaciones de suma importancia, como es el hecho de que en la mayoría de las especies las hembras son un recurso limitante para la reproducción de los machos, mientras que para las hembras no son los machos, sino el alimento que necesitan para criar a sus descendientes lo que limita su capacidad reproductiva. Las fuerzas selectivas que han moldeado las estrategias reproductivas de machos y hembras son, pues, de muy distinta naturaleza.

La intensa competición que existe entre los machos por aparearse con el mayor número de hembras posible ha conducido a la evolución de características (comportamentales, fisiológicas y morfológicas) que aumentan la habilidad competitiva de los machos (selección intra-sexual) o que les hacen más atractivos frente a las hembras (selección inter-sexual). Estas características incluyen el mayor tamaño corporal de los machos, el desarrollo de armas como las cuernas de los ciervos o los enormes caninos de ciertas especies de primates, y el colorido plumaje de los machos de muchas especies de aves, y determinan en gran medida el número de hembras con que un macho se aparea y, por lo tanto, su éxito reproductivo. En la mayoría de las poblaciones animales la varianza en el éxito reproductivo de los machos es alta; es decir, que mientras unos pocos machos producen un gran número de crías, la mayoría no produce ninguna (Clutton-Brock, 1988). Las diferencias en el éxito reproductivo de los machos son más acentuadas en especies poligínicas (en las que un macho controla a varias hembras), como los leones marinos. En un estudio longitudinal realizado por Le Boeuf y Reiter (1988) se demostró que en la población estudiada

menos del 9% de los machos se reprodujeron en algún momento a lo largo de toda su vida. La mayor parte de los machos murieron antes de la edad reproductora, pero de aquellos que sobrevivieron tan sólo un 50% consiguió aparearse. Esto se debió a que los machos de mayor tamaño corporal vencieron a los otros machos en las peleas, consiguiendo así formar grandes harenes de hembras. El éxito reproductivo de estos machos fue enorme: los 8 machos más exitosos inseminaron a 348 hembras.

Las hembras, por el contrario, suelen producir un número similar de crías y las diferencias en el éxito reproductivo de las hembras no se explican por que se hayan apareado o no (ni por el número de machos con que se han apareado), sino por el número de crías que sobreviven hasta la edad reproductora (Clutton-Brock, 1988). Volviendo al ejemplo de los leones marinos, prácticamente el 100% de las hembras en edad reproductora se aparearon y produjeron una cría, pero entre un 30 y un 50% de las crías murieron antes del destete. La alta mortandad de las crías es común a la mayor parte de las especies y se debe generalmente a la escasez de recursos alimenticios, aunque la predación también juega un papel importante.

Este punto fue formalizado por Trivers (1972), quien predijo que «cuando un sexo invierte considerablemente más que el otro, los miembros de este último competirán entre ellos por aparearse con los miembros del primero». El hecho de que en la mayor parte de las especies animales las hembras invierten más en las crías y los machos compiten entre sí por hembras, parece apoyar esta hipótesis. Así pues, para los machos la parte más importante de su estrategia reproductiva es encontrar hembras y aparearse con ellas (esfuerzo de apareamiento). Por el contrario, las hembras dedican menos esfuerzo a encontrar pareja, son más selectivas en cuanto a los individuos del sexo opuesto con los que se aparean, y su forma de aumentar su éxito reproductivo consiste en obtener los suficientes recursos como para producir y criar el mayor número de descendientes en el menor tiempo posible (esfuerzo parental). De esta diferencia primordial surge toda una serie de implicaciones de largo alcance que permean las estrategias reproductivas de machos y hembras.

La excepción a esta regla general la representan las especies en las que los machos invierten más que las hembras en el cuidado de las crías, pues en este caso suelen ser las hembras las que compiten entre sí por aparearse con los machos (Clutton-Brock y Vincent, 1991; Cwynne, 1991; Vincent *et al.*, 1992). En los caballitos de mar (familia *Syngnathidae*) las hembras transfieren los huevos fecundados a los machos, quienes experimentan una especie de «gestación», pues los guardan en su vientre y proveen de alimento y oxígeno a los embriones (Berglund *et al.*, 1986) (fig. 16.1). Puesto que las hembras transfieren a los machos el papel de cuidar de los huevos, las hembras están listas para reproducirse de nuevo antes que los machos y éstos representan un factor limitante para la reproducción de las hembras. En estas especies las hembras compiten entre ellas por los

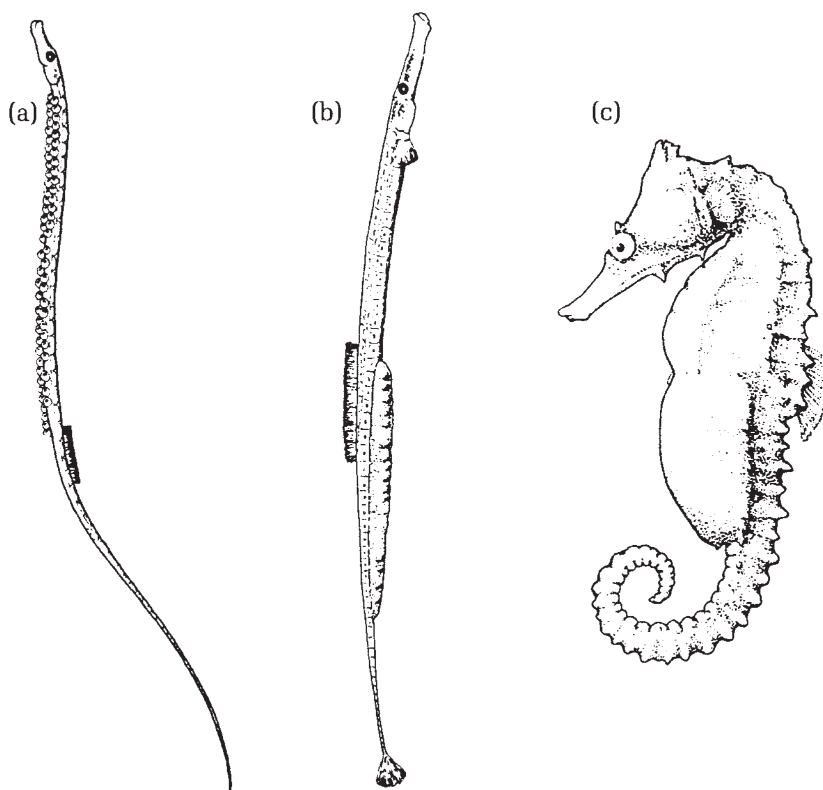


Figura 16.1.–Machos de tres especies de singnátidos en las que se observa un aumento en el grado de elaboración de la «gestación» masculina: (a) *Nerophis ophidion* (los huevos están pegados al vientre del macho), (b) *Syngnathus typhle* (los huevos están protegidos por unos pliegues), y (c) *Hippocampus whitei* (los huevos están dentro de una bolsa totalmente cerrada) (Vincent *et al.*, 1992).

machos, son más coloridas y de mayor tamaño que los machos y les cortejan activamente (Bergiund *et al.*, 1989). En la polluela de agua (*Gallinula chioropus*) la responsabilidad de incubar de los huevos recae sobre los machos y las hembras compiten por aparearse con los machos pequeños y gordos, que son los que tienen mayores reservas de grasa para sobrevivir durante los largos períodos de incubación (Petrie, 1983).

Recientemente se ha resaltado el hecho de que en algunas especies en las que machos y hembras colaboran en el cuidado de las crías es difícil, por no decir imposible, determinar quién invierte más. En estos casos no podemos, pues, predecir qué sexo competirá por el otro. Pongamos por caso el espinosillo (*Gasterosteus aculeatus*), especie en la que las hembras ponen los huevos en nidos que construyen los machos, quienes a partir de ese momento se ocupan de proteger y ventilar los huevos. ¿Quién invierte más? En la práctica es muy difícil saberlo, pues no se pueden comparar

actividades tan diversas con la misma «moneda». Para solucionar este tipo de problemas Clutton-Brock (1991) (ver también Clutton-Brock y Vincent, 1991) ha propuesto una modificación sustancial a la idea original de Trivers: «la competición por pareja será más intensa en el sexo que mantenga las tasas de reproducción más elevadas, midiendo éstas como el número de crías que los progenitores pueden producir por unidad de tiempo durante los períodos en que ambos sexos son activos reproductivamente». Volviendo al ejemplo anterior, es relativamente fácil determinar que las hembras pueden poner huevos una vez por semana, mientras que los machos cuidan de los huevos por un período de 15-20 días. Sin embargo, el dato clave es que los machos pueden cuidar de hasta 10 puestas simultáneamente, con lo cual su tasa reproductiva es mayor que la de las hembras. La predicción sería, por lo tanto, de una mayor competición entre los machos por aparearse con las hembras, como es el caso.

16.3. Conflictos de intereses entre machos y hembras

Desde el punto de vista del macho, lo más ventajoso sería fertilizar al mayor número de hembras posible y dejar que fuesen ellas las que cuidaran de las crías, mientras él se dedica a buscar y a fertilizar más hembras. Por el contrario, lo más ventajoso para una hembra sería que los machos con los que se aparea cuidasen de las crías de forma que ella pudiera dedicar su tiempo, energía y recursos a aparearse de nuevo y producir más crías. Este conflicto de intereses se ve claramente reflejado en los resultados de un estudio realizado en la población de acentor común (*Prunella modularis*) del jardín botánico de Cambridge, Inglaterra (Davies y Houston, 1986). En esta población se dan varios tipos de asociaciones: un macho se aparea con varias hembras (poliginia), un macho se aparea con una hembra (monogamia) y una hembra se aparea con varios machos (poliandria). Como se puede ver en la tabla 16.1, una hembra alcanza un mayor éxito reproductivo cuando se da la poliandria debido a que recibe ayuda de dos machos que dedican todo su tiempo a cuidar de sus crías. En contraste, la poliginia es el peor sistema para las hembras, pues varias hembras han de compartir la ayuda que provee un sólo macho y el número de crías que cada una consigue sacar adelante se ve considerablemente disminuido. Al ser la poliginia la situación más desfavorable para las hembras, éstas tratan de impedirla a base de intentar expulsar a la hembra con la que comparten el macho. Los machos, por el contrario, producen el mayor número de crías en situaciones de poliginia e intentan evitar las peleas entre las hembras para que ambas se queden con él. Cuando varios machos se aparean con una hembra (poliandria), han de compartir la paternidad de las crías, disminuyendo, por lo tanto, considerablemente el número de descendientes, sobre todo en el caso del macho subordinado. En este caso son los machos los que compiten entre sí por expulsar al otro, o por evitar

Tabla 16.1.–Éxito reproductivo de machos y hembras de acentor común en diferentes tipos de asociaciones (Davies y Houston, 1986, en Krebs y Davies, 1987). El costo de la poliginia para las hembras es compartir el cuidado parental del macho. El costo de la poliandria para los machos es la paternidad compartida.

Sistema de apareamiento	*N. de adultos que cuidan de las crías*	*Éxito reproductivo (N.º crías por estación reproductora)*	
		Hembra	*Macho*
Poliginia (1 macho + 2 hembras)	1 hembra + ayuda parcial de 1 macho	3,8	7,6
Monogamia (1 macho + 1 hembra)	1 hembra+ ayuda total de 1 macho	5,0	5,0
Poliandria (2 machos + 1 hembra)	1 hembra + ayuda total de 2 machos	6,7	4,0 y 2,7*

* El macho dominante consigue un mayor número de crías que el macho subordinado porque copula con la hembra más veces.

que el otro macho se aparee con la hembra. Es evidente que en situaciones de poliginia es el macho el que gana una ventaja considerable, mientras que en situaciones de poliandria es la hembra la que se beneficia a costa de los intereses reproductivos de los machos. Cuando machos y hembras forman parejas monógamas, ambos tienen un éxito reproductivo intermedio entre poliginia y poliandria; esta situación, por lo tanto, representa un equilibrio entre los intereses del macho y los de la hembra en la que ninguno gana una ventaja reproductiva a costa del otro.

Son dos los factores principales que influyen en la forma en que machos y hembras resuelven este conflicto de intereses. Por una parte, distintos grupos de animales tienen distintas limitaciones fisiológicas y diferentes ciclos vitales que pueden predisponer a un sexo a realizar más cuidado parental que el otro. Por otra parte, hay factores ecológicos que determinan cuáles son los costos y beneficios asociados con el cuidado parental y que, por lo tanto, pueden modificar el balance en uno u otro sentido. Según sea el balance de costos y beneficios para machos y hembras en cada contexto ecológico, cada sexo intentará maximizar su éxito reproductivo, incluso a costa de los intereses reproductivos del otro sexo. Tomando estas consideraciones en cuenta, podemos explicar por qué en algunos casos es la madre quien cuida de la cría (p. ej., ciervo), en otros son ambos padres (p. ej., los estorninos), y, finalmente, en otros casos es el macho (p. ej., el caballito de mar, donde es el macho quien queda preñado).

Los modelos teóricos que se han utilizado para explicar la distribución de los distintos tipos de cuidado parental se han basado en los beneficios de desertar (o sea, de abandonar a las crías), en contraposición a los bene-

ficios de ayudar a la pareja a cuidar de las crías. La selección favorecerá la deserción de uno de los progenitores cuando éste tenga una probabilidad alta de aparearse de nuevo, cuando la deserción tenga un efecto pequeño sobre la supervivencia de las crías y cuando la contribución de este progenitor sea pequeña (Trivers, 1972; Lazarus, 1989). Por ejemplo, para los machos uno de los costos más claros asociados con el cuidado de las crías es que el tiempo que dediquen a éstas es tiempo que no pueden dedicar a aparearse con otras hembras; dependiendo de las oportunidades que existan para aparearse de nuevo los machos participarán o no en el cuidado de las crías. En el pez cíclido *Herotilapia multispinosa* se comprobó experimentalmente que cuando había pocas hembras en relación al número de machos, éstos cuidaban de las crías, pero al aumentar el número de hembras en la población los machos desertaban a sus crías para aparearse de nuevo con otras hembras (tabla 16.2) (Keenleyside, 1983). Este estudio demostró que cuando la probabilidad de aparearse de nuevo es elevada, los machos desertan.

Tabla 16.2.–Frecuencia de deserciones en charcas con distintas proporciones de peces machos y hembra (Keenleyside, 1983).

Proporción de adultos macho y hembra	*Deserciones*	
	Machos	*Hembras*
Mayor número de hembras	20	0
Igual proporción	6	0
Mayor número de machos	2	0
Total	28	0

Tanto machos como hembras están sujetos a presiones selectivas, que en algunos casos favorecen la deserción. Los costos y beneficios de desertar o quedarse dependen en parte de la respuesta del sexo que es desertado. Si la hembra responde a la deserción proveyendo todo el cuidado que necesitan las crías, la mejor estrategia que puede adoptar el macho es desertar, pero si la hembra responde desertando a su vez, la mejor estrategia que puede adoptar el macho es quedarse y cuidar de las crías. Los modelos más adecuados para el tratamiento de este tipo de problemática son los de la teoría de juegos, pues plantean cuál es la mejor estrategia dependiendo de las estrategias que utilicen los demás individuos. Imaginemos, pues, una situación en la que hay dos jugadores (macho y hembra) e intentemos determinar cuándo desertarán y cuándo cuidarán de las crías teniendo en cuenta lo que el otro haga. Dicho de otra forma, el objetivo es determinar cuál es la estrategia evolutivamente estable (ESS), entendiendo como tal una estrategia que siendo adoptada por la mayoría de los miembros de una población no puede ser desplazada por ninguna otra (capítulo 9). El modelo fue propuesto por Maynard Smith en 1977 y es muy sencillo. Supongamos que la probabilidad de que una

cría sobreviva es P_0 si no es cuidada, P_1 si la cuida uno sólo de los progenitores y P_2 si recibe cuidado de los dos progenitores. En la mayoría de los casos, cuanto mayor sea el nivel de cuidado parental recibido mayor será la probabilidad de sobrevivir; o sea, $P_0 < P_1 < P_2$. Un macho que deserta tienen una probabilidad «p» de aparearse de nuevo. Una hembra que deserta produce W crías, mientras que una hembra que cuida a las crías ve su producción disminuida (w), donde W > w. En la tabla 16.3 están representadas las distintas alternativas. De un estudio de la misma se concluye que hay 4 ESS posibles:

Tabla 16.3.–Modelo de ESS de inversión parental (Maynard Smith, 1977) (en Krebs y Davies, 1987)

	Macho	*Hembra*	
		Cuida	*Deserta*
Cuida	Hembra obtiene	wP_2	wP_1
	Macho obtiene	wP_2	wP_1
Deserta	Hembra obtiene	wP_1	wP_0
	Macho obtiene	wP_1 (1 + p)	WP_0 (1 + p)

ESS1: la hembra deserta y el macho deserta. Esta estrategia se da cuando $WP_0 > wP_1$ y $P_0 (1 + p) > P_1$.

ESS2: la hembra deserta y el macho cuida. Esta estrategia se da cuando $WP_1 > wP_2$ y $P_1 > P_0 (1 + p)$.

ESS3: la hembra cuida y el macho deserta. Esta estrategia se dan cuando $WP_1 > wP_0$ y $P_1 (1 + p) > P_2$.

ESS4: la hembra cuida y el macho cuida. Esta estrategia se da cuando $WP_2 > wP_1$ y $P_2 > P_1 (1 + p)$.

El que prevalezca una u otra estrategia dependerá de los valores concretos de las distintas variables. Por ejemplo, la ESS3 ocurrirá cuando el macho que deserta tienen una alta probabilidad de aparearse de nuevo «p» pero las crías necesitan del cuidado de la hembra para sobrevivir. Este es el caso de muchos mamíferos. Si dos progenitores pueden sacar adelante al doble de crías que uno sólo ($P_2 >> P_1$), o si las posibilidades de aparearse de nuevo son pequeñas, se favorecerá la estrategia ESS4. Estas condiciones se cumplen en muchas especies de aves.

Aún cuando los dos progenitores cuidan de las crías existen conflictos de intereses respecto al nivel de inversión que machos y hembras proveen, de forma que lo que cada sexo esté dispuesto a invertir dependerá en parte del nivel de inversión de su pareja. Se ha predicho que cuando un miembro de la pareja disminuye su nivel de inversión, al otro miembro le conviene incrementar su contribución para asegurar que las crías reciben

un nivel adecuado de inversión, pero sin compensar plenamente por la disminución del primero (Chase, 1980; Houston y Davies, 1985; Winkler, 1987). La mayor parte de los estudios que han examinado este punto han retirado a un miembro de la pareja experimentalmente y como regla general se ha observado que el otro miembro incrementaba el esfuerzo que hacía para cuidar a las crías. Sin embargo, estos experimentos imitan la deserción de un miembro de la pareja, más que una disminución de su contribución, y en algunos casos provocan la deserción del otro miembro. Recientemente se han ideado experimentos más sutiles para examinar esta cuestión. Wright y Cuthill (1989) pusieron un pequeño peso en la cola de uno de los miembros de parejas de estorninos pintos (*Sturnus vulgaris*). Al aumentar de esta forma el costo energético del vuelo, los individuos a los que se les había colocado el peso volaban distancias menores y por lo tanto disminuyeron la cantidad de comida que aportaban al nido. El experimento se realizó tanto en machos como en hembras, pero siempre en un solo miembro de la pareja, y se observó que cuando se disminuía experimentalmente la aportación de uno de los miembros de la pareja, el otro miembro de la pareja compensaba aumentando su contribución (fig. 16.2). Este aumento sólo compensaba parcialmente la disminución de la contribución por parte del miembro de la pareja a quien se le había colocado el peso, de forma que las crías de estas parejas recibían niveles inferiores de inversión que las crías de parejas control y como consecuencia crecían más despacio.

16.4. Cuidado parental y estrategias de apareamiento

Para investigar hasta qué punto las limitaciones fisiológicas y los ciclos vitales característicos de distintos grupos de animales pueden influir sobre los tipos de cuidado parental y a su vez sobre los sistemas de apareamiento, vamos a considerar 3 grupos de vertebrados que presentan grandes diferencias en este respecto: peces, aves y mamíferos (tabla 16.4).

Tabla 16.4.–Tipos más comunes de cuidado parenteral y sistemas de apareamiento en 3 grupos de vertebrados (Krebs y Davies, 1987)

	Cuidado parental	*Sistema de apareamiento*
Aves	Macho y hembra	Monogamia
Mamíferos	Hembra	Poligamia
Peces	Macho	Poligamia/promiscuidad

AVES: existe cuidado biparental en más del 90% de las 9.000 especies existentes, y este tipo de cuidado parental está asociado con la monogamia. En este grupo el éxito reproductivo de ambos sexos está limitado por la cantidad de comida que puede ser llevada a los pollos; por lo tanto, si ambos padres llevan al nido el doble de comida que uno solo, ambos

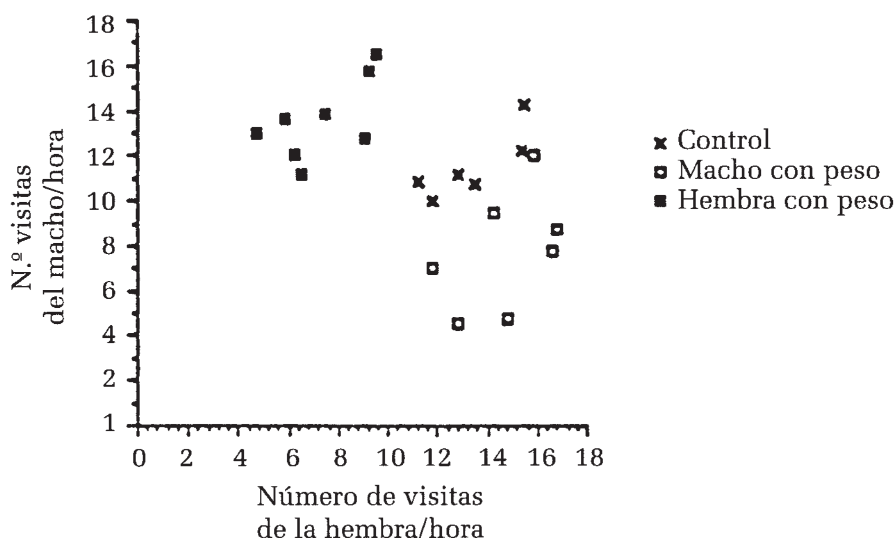


Figura 16.2.–Tasa de visitas al nido por parte de machos y hembras de estorninos durante experimentos en los que se colocaron pesos en la cola de uno de los miembros de la pareja (Wright y Cuthill, 1989). El individuo al que se le coloca el peso disminuye la cantidad de comida que aporta al nido, y su pareja responde aumentando la cantidad que aporta. Sin embargo, esta compensación sólo es parcial.

se beneficiarán de esta cooperación al duplicar el número de crías que sobreviven. El aporte de comida al nido es un factor limitante para los progenitores, porque en aves la relativa facilidad con que las crías pueden ser detectadas por los predadores ha conducido a la evolución de tasas de desarrollo rápidas que determinan altos requerimientos energéticos por parte de las crías. La dificultad que los progenitores hallan en satisfacer estos requerimientos energéticos se exacerba por la naturaleza de los recursos alimenticios que utilizan, pues éstos normalmente son escasos y se encuentran distribuidos de forma dispersa. La importancia de la participación del macho ha sido puesta de manifiesto en los experimentos en los que se ha retirado a éste, pues la ausencia del macho conduce a una disminución de las tasas de crecimiento de los pollos y a un aumento de las tasas de mortalidad (Mock y Fujioka, 1990). Cuando hay escasez de alimentos, la importancia del cuidado por parte del macho adquiere aún mayor importancia, pues la búsqueda de alimento se hace más difícil (Bart y Tornes, 1989).

A veces conseguir alimento no resulta tan costoso, como es el caso de las aves que en lugar de alimentarse de materia animal se alimentan de semillas o frutas, que son abundantes estacionalmente. En estos casos se observa cuidado uniparental y normalmente es el macho el que deserta y la hembra la que se queda cuidando a las crías (Lack, 1968). ¿Por qué es el macho el que deserta? Hay dos factores que pueden explicar este fenó-

meno: 1) el macho tiene la posibilidad de desertar antes que la hembra, puesto que con la fertilización interna la hembra queda con los huevos dentro de ella, y 2) el macho gana más con desertar que la hembra, porque su éxito reproductivo depende más del número de hembras que fertilice.

Aún en los casos en que el cuidado es biparental machos y hembras no participan de la misma forma. Las hembras en general invierten más en las crías (Lack, 1968). Además, las hembras y los machos normalmente adoptan diferente roles; por ejemplo, en paseriformes las hembras incuban más que los machos, pero los machos se dedican más a la defensa territorial.

La poliandria (cada hembra se aparea con varios machos) es un sistema de apareamiento bastante inusual, porque normalmente son los machos los que se benefician de aumentar el número de hembras con las que se aparean y no a la inversa. Los limícolas son un grupo interesante, en el que se puede reconstruir la evolución de la poliandria (Oring, 1981). En algunas especies, como el correlimos de Temminck (*Calidris temminckii*), el macho defiende un territorio donde la hembra pone los huevos que el macho incuba; la hembra luego pone otra tanda de huevos, que incuba ella misma. Esta es una estrategia muy eficiente en la tundra, donde hay una marcada estacionalidad, de forma que el alimento es muy abundante durante un período corto de tiempo. Las hembras pueden producir dos puestas, una justo después de la otra debido a la gran cantidad de insectos, y la división del trabajo entre macho y hembra permite criar a muchos pollos durante un corto período de alta productividad. Este sistema puede dar lugar a la evolución de poliandria si la hembra no le es fiel al primer macho y se aparea por segunda vez con otro macho. Si el alimento es muy abundante durante un período limitado de tiempo, la hembra puede producir muchos huevos con varios machos en sucesión y dejar que cada macho cuide de sus crías. Esto es lo que ha ocurrido en *Actitis macularia*, que vive en condiciones donde el alimento es tan abundante durante la estación reproductiva que la hembra se convierte en una fábrica de huevos. Una hembra puede poner 5 puestas en 40 días, con un total de 20 huevos, que representan 4 veces su peso corporal. Su éxito reproductivo está limitado tan sólo por el número de machos que puede encontrar para incubar los huevos. Por lo tanto, las hembras compiten entre ellas por conseguir machos que incuben sus huevos y son de mayor tamaño corporal que los machos.

MAMÍFEROS: En este grupo la fisiología reproductiva de las hembras las obliga a proveer la mayor parte del cuidado que necesitan las crías durante la gestación y la lactancia. Por lo tanto, en todas las especies las hembras cuidan de las crías, pero los machos sólo participan en el cuidado parental en menos del 5% de las especies actuales. Durante la prolongada gestación las crías están dentro de la hembra, y no hay mucho que el macho pueda hacer. Una vez nacidas las crías sólo la hembra puede

amamantarlas. Dadas estas limitaciones fisiológicas, y la posibilidad que tiene el macho de ser el primero en desertar, se comprende que en mamíferos el sistema de apareamiento más común sea la poliginia y que normalmente sea la hembra la única que cuida de las crías. Los beneficios derivados del cuidado paternal no son lo suficientemente grandes como para compensar los costos reproductivos que a un macho le supone el perder la oportunidad de aparearse con otras hembras.

La monogamia y el cuidado biparental se dan en las pocas especies en que el macho contribuye a alimentar a las crías, como es el caso de los carnívoros, o transporta a las crías, como es el caso de algunos primates del Nuevo Mundo (Kleiman, 1977; Kleiman y Malcolm, 1981). Algunas especies de roedores, como *Microtus ochrogaster*, son monógamas, y si la hembra pare muchas crías el macho construye otro nido y cuida a la mitad de las crías, mientras la hembra cuida a la otra mitad. El hámster *Phodopus campbelli* es un ejemplo claro de la importancia que la ayuda del macho tiene en algunas especies de mamíferos monógamas. Experimentos realizados en el laboratorio han demostrado que cuando las hembras crían a su prole en compañía del macho sobreviven el 95% de las crías, mientras que cuando las hembras se encuentran solas tan sólo sobreviven el 47% de las crías (fig. 16.3) (Wynne-Edwards, 1987).

Es sorprendente que se den diferencias de tal magnitud en condiciones de laboratorio, donde la comida es abundante y la temperatura adecuada. Esta diferencia resulta aún más llamativa cuando se tiene en cuenta que cuando las hembras disfrutaban de la compañía de un macho quedaban preñadas durante el estro post-parto, con lo cual las hembras «emparejadas» tenían que amamantar a las crías a la vez que gestaban una nueva camada, con el consiguiente gasto energético que ello conlleva. La ayuda que el macho provee no puede reemplazarse con la presencia de otro individuo, pues si las hembras se emparejan con hermanas la proporción de crías que sobreviven no difiere de la de hembras solitarias. Aún no se sabe con certeza qué es lo que el macho hace, pero podría jugar un papel importante en cuanto a la termorregulación de las crías.

¿Por qué no ha evolucionado la lactancia en machos de especies monógamas? Las barreras fisiológicas para que esto se pudiera dar no parecen ser insuperables (Maynard Smith, 1977; Daly, 1979). Daly (1979) sugirió que es posible la lactancia por parte de los machos no fuera muy beneficiosa, puesto que el éxito reproductivo de parejas monógamas no está limitado por la capacidad de la hembra de producir leche, si no por la cantidad de alimento disponible en el territorio de la pareja. Sin embargo, parece poco probable que la lactancia por parte del macho no mejorara el crecimiento y supervivencia de las crías. Otra explicación más plausible es que la monogamia en mamíferos representa una forma de defensa de la pareja frente a otros machos, y que los costos energéticos de defender

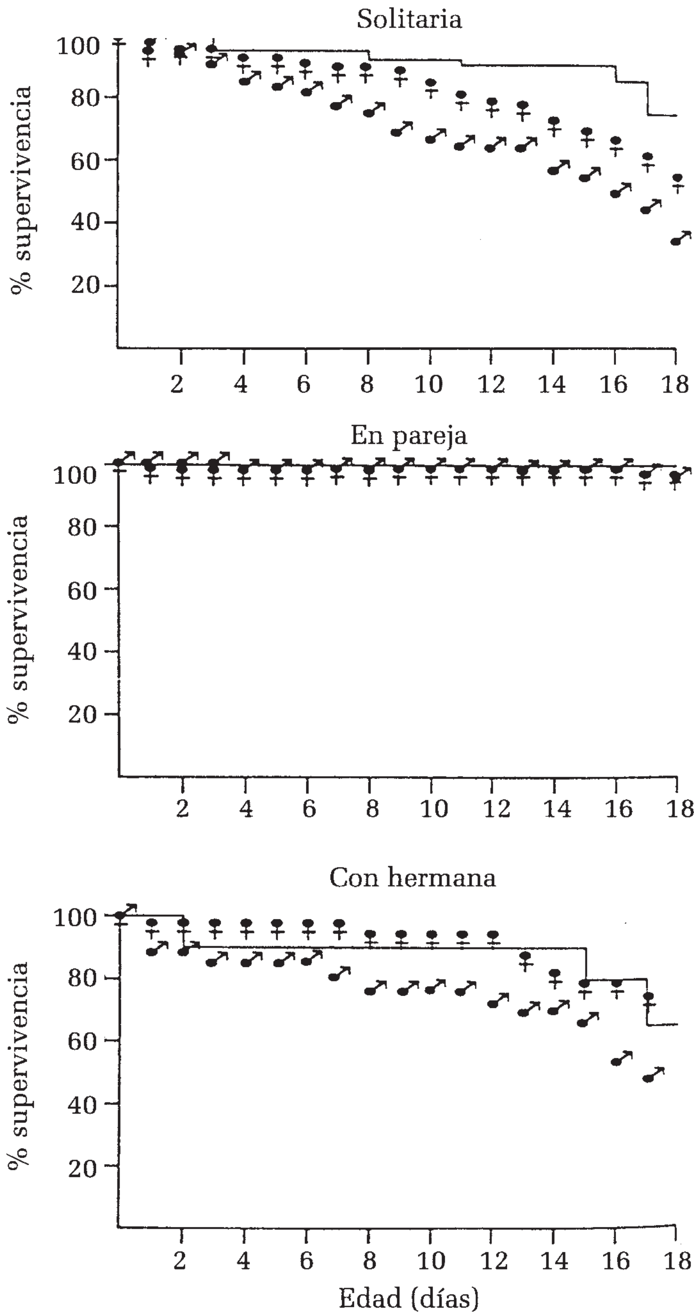


Figura 16.3.–Porcentaje de crías macho y hembra de hámster que sobreviven en distintas condiciones en relación a la edad de las crías. Las tres condiciones experimentales son: hembras solitarias, parejas y hembras con hermanas. La línea continua representa el porcentaje de camadas en las que al menos había una cría viva (Wynne Edwards, 1987).

el territorio o la pareja impiden la evolución de la lactancia en machos (Glutton Brock, 1991).

PECES: en los teleósteos la mayor parte de las familias (79%) no tienen cuidado parental alguno (Gross y Sargent, 1985). En aquellos casos en que sí lo hay, generalmente sólo un progenitor cuida de las crías. En peces el cuidado parental es una tarea relativamente sencilla, que consiste en proteger o airear los huevos, y esta tarea normalmente puede ser llevada a cabo por uno sólo de los progenitores. ¿Quién cuida a las crías en estos casos: el macho o la hembra? La tabla 16.5 muestra que en los casos en los que hay fertilización interna es la hembra la que cuida de las crías, mientras que cuando hay fertilización externa suele ser el macho. Para explicar este hecho se han propuesto 3 hipótesis.

Tabla 16.5.–Distribución de cuidado parental por parte de machos y hembras en relación al tipo de fertilización en peces teleósteos (Gross y Shine, 1981; en Krebs y Davies, 1987). Los valores representan el número de familias.

Fertilización	*Interna*	*Externa*
Macho cuida	2	61
Hembra cuida	14	24
Ninguno cuida	5	100

1) *Certeza de paternidad.* Trivers (1972) sugirió que la certeza de paternidad varía según el tipo de fertilización. Puesto que la fertilización externa se produce en el momento de la ovoposición, la certeza de paternidad será mayor que cuando hay fertilización interna, puesto que en este caso la hembra puede aparearse con varios machos y el esperma de cada macho competir con el de machos rivales dentro del tracto genital femenino. Por lo tanto, con la fertilización interna el macho debería estar menos dispuesto a cuidar a las crías porque tiene menos seguridad de que sean suyas. Sin embargo, esta hipótesis no es convincente, porque no está claro que la certeza de paternidad sea realmente menor en las especies con fertilización interna.

2) *Orden en que los gametos son liberados.* Dawkins y Carlisle (1976) sugirieron que la fertilización interna posibilita el que el macho sea el primero en poder desertar, y que con la fertilización externa esto puede invertirse, ya que los machos tienen que esperar a que la hembra ponga los huevos para fertilizarlos. Por lo tanto, la hembra puede desertar mientras el macho libera su esperma en la cercanía de los huevos. Esta hipótesis se ha visto refutada por el hecho de que en general machos y hembras liberan sus gametos simultáneamente, y sin embargo es el macho el que cuida a las crías. En otras especies el macho construye un nido de espuma y libera su esperma antes que la hembra, y sin embargo el macho sigue siendo el que cuida de los huevos.

3) *Asociación.* Williams (1975) sugirió que la asociación con los embriones predispone a un sexo a proveer cuidado parental. Con la fertilización interna es la hembra la que está más estrechamente asociada con el embrión, y esto puede promover la evolución de la retención del embrión y cuidado posterior de las crías. Con la fertilización externa los huevos son depositados en el territorio del macho, y el macho está más asociado a los embriones. La defensa del territorio para atraer a más hembras da lugar incidentalmente a la defensa de los huevos, y es una preadaptación a un cuidado parental mayor por parte del macho. El cuidado parental por parte del macho es prevalente en especies territoriales, y la prevalencia de cuidado parental por parte del macho deriva del hecho de que la territorialidad es particularmente común en especies con fertilización externa. Esta hipótesis tan sencilla es por ahora la que mejor explica la distribución de cuidado parental en peces.

16.5. Costos reproductivos

Todas las teorías funcionales asumen que el cuidado parental implica costos para el progenitor que afectan a su propia supervivencia o bien suponen una disminución de su éxito reproductivo futuro (p. ej., Williams, 1966, Stearns, 1976; Calow, 1979; Bell, 1980; Charlesworth, 1980; Boyce, 1988). Esta premisa se basa en el «principio de asignación» («Principle of Allocation»), que propone que los organismos cuentan con recursos finitos de energía o nutrientes que han de repartir entre los requerimientos derivados de su crecimiento, mantenimiento y reproducción (fig. 16.4) (Gadgil y Bossert, 1970). Un incremento en la cantidad de energía que se dedica a una de estas funciones repercutirá negativamente en la cantidad de energía que puede ser asignada a las demás funciones. Por lo tanto, la energía dedicada al esfuerzo reproductivo repercutirá negativamente sobre el crecimiento y manutención del individuo, amenazando por lo tanto su supervivencia y reproducción futura. Para maximizar el éxito reproductivo a lo largo del ciclo vital todo progenitor tendrá que sopesar los beneficios derivados del cuidado de las crías y los costos que de ello se derivan para su reproducción futura. Los progenitores, por lo tanto, no producirán en un momento determinado el máximo número de descendientes posibles bajo esas circunstancias, sino que buscarán un compromiso entre los beneficios derivados de la inversión presente y los costos que suponga para la reproducción en el futuro.

Esto conduce a la evolución de compromisos o «trade-offs» entre la reproducción y las demás funciones. Un ejemplo de «trade-off» es el que se da entre la reproducción y el crecimiento. Los castores (*Castor canadiensis*) que se reproducen cuando son muy jóvenes sufren un retraso en el crecimiento que conduce a un tamaño adulto menor, lo cual repercute negativamente en la capacidad reproductiva o de supervivencia del adulto

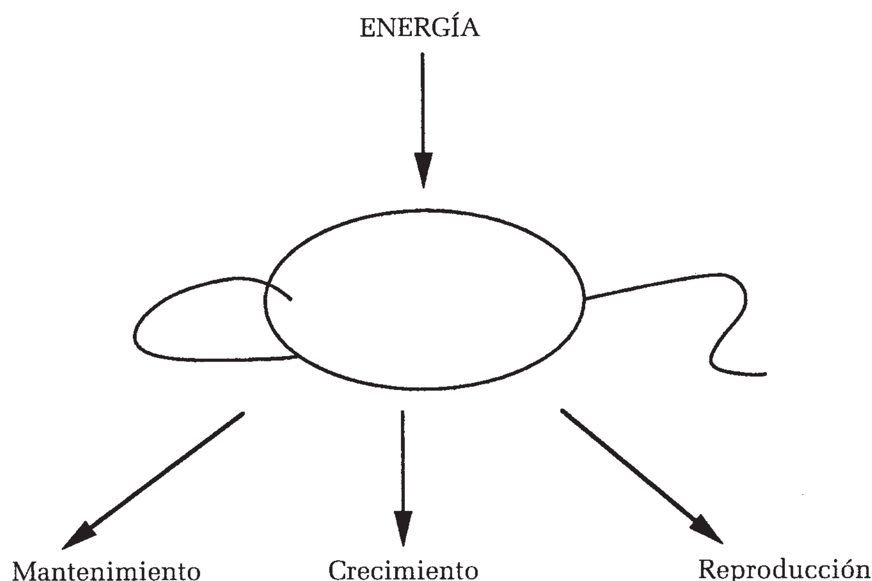


Figura 16.4.–Principio de asignación. La energía que obtiene un organismo ha de ser repartida entre los requerimientos derivados de su mantenimiento, crecimiento y reproducción. La energía extra que se canalice hacia cualquiera de estas actividades resultará en menos energía disponible para las restantes.

(Boyce, 1981). También existen compromisos o «trade-offs» entre diversos componentes de la reproducción. Un caso bien conocido es el del balance entre el número de huevos y el tamaño de los mismos. Un nivel determinado de esfuerzo reproductivo puede ser dedicado a producir pocos huevos de gran tamaño, o muchos huevos pequeños (peces: Wootton, 1979; insectos: Hinton, 1981; reptiles: Congdon *et al.*, 1982). Cuál sea la combinación más adecuada dependerá del contexto ecológico. En lagartijas de la especie *Scelopurus occidentalis*, las poblaciones que viven en el Norte de Oregón y Washington donde no sufren tasas de predación intensas producen muchos huevos pequeños. Por el contrario, las poblaciones que viven en el Sur están sujetas a tasas de predación muy intensas y producen pocos huevos de gran tamaño. El mayor tamaño de los huevos representa una ventaja frente a los predadores porque al eclosionar las crías son de mayor tamaño y corren más deprisa que las crías que surgen de huevos pequeños (Sinervo, 1990). Para comprobar que las diferencias en la velocidad a la que huyen las crías está realmente determinada por las diferencias en el tamaño de las crías entre las distintas poblaciones, Sinervo retiro parte de la yema de algunos de los huevos de mayor tamaño y observó que, efectivamente, las crías que nacieron de estos huevos eran más pequeñas y corrían más despacio. Por lo tanto, la intensidad de la predación determina cuál es la mejor estrategia. Cuando los niveles de predación son elevados, la ventaja que supone el producir crías de gran tamaño y capaces

de huir rápidamente compensa el menor número de crías, pero cuando los niveles de predación son bajos las hembras pueden aumentar el número de crías que producen sin que su menor tamaño suponga una desventaja.

Los principales costos derivados del cuidado parental son: aumento de la mortalidad de los progenitores, reducción de la longevidad, y retraso o disminución en la producción de las siguientes crías. Estos costos reproductivos y de supervivencia son en su mayor parte consecuencia del elevado gasto energético que supone la reproducción, pero también pueden ser el resultado de un mayor grado de vulnerabilidad frente a los predadores por causas de otro tipo. Los eslizones representan un ejemplo interesante del último tipo de costo, pues las hembras grávidas no pueden correr tan deprisa como el resto de las hembras, y por lo tanto son presa fácil para los predadores (Shine, 1980).

Se han realizado numerosos estudios sobre este tema en moscas del género *Drosophila*, pues presentan ventajas importantes como el hecho de que se pueden estudiar varias generaciones en un período corto de tiempo y que se pueden manipular experimentalmente con relativa facilidad. Las hembras de *Drosophila*, que ponen pocos huevos debido a que se las mantiene vírgenes o a que se las esteriliza mediante radiación, tienen tasas de supervivencia más altas que las hembras que se reproducen normalmente, lo que sugiere que la reproducción implica un costo considerable a nivel de supervivencia (revisión en Partridge y Harvey, 1985; Reznick, 1992). Otros estudios han apoyado esta conclusión al demostrar que las hembras de *Drosophila* que se seleccionan artificialmente para que presenten una alta fertilidad en estados tempranos del ciclo vital sufren una disminución de su longevidad.

En aves los costos energéticos derivados de la puesta de huevos representan un 29-35% de la tasa metabólica basal, y durante la puesta los requerimientos proteínicos diarios aumentan entre un 86 y un 230% (revisión en Clutton-Brock, 1991). Los costos derivados de la incubación incluyen los costos de mantener la temperatura de los huevos y la cantidad de calor que ha de ser transferida a los huevos es relativamente mayor en especies de pequeño tamaño corporal, pues éstas pierden calor más rápidamente por su elevado índice superficie/volumen. Estos elevados costos energéticos se acentúan por el hecho de que las hembras disponen de menos tiempo para comer mientras incuban. Además, el período de incubación representa un período de alta vulnerabilidad frente a los predadores. Dado que la puesta de huevos y su incubación son procesos costosos en términos energéticos, la condición física de la hembra determinará el nivel de inversión que puede dedicar a estas actividades. En el ganso de la especie *Chen caerulescens*, las hembras que tienen un mayor peso corporal a su llegada al área de reproducción producen un mayor número de huevos que otras hembras (fig. 16.5) (Drent y Daan, 1980). Esta elevada inversión energética resulta en una pérdida de peso considerable. Las hem-

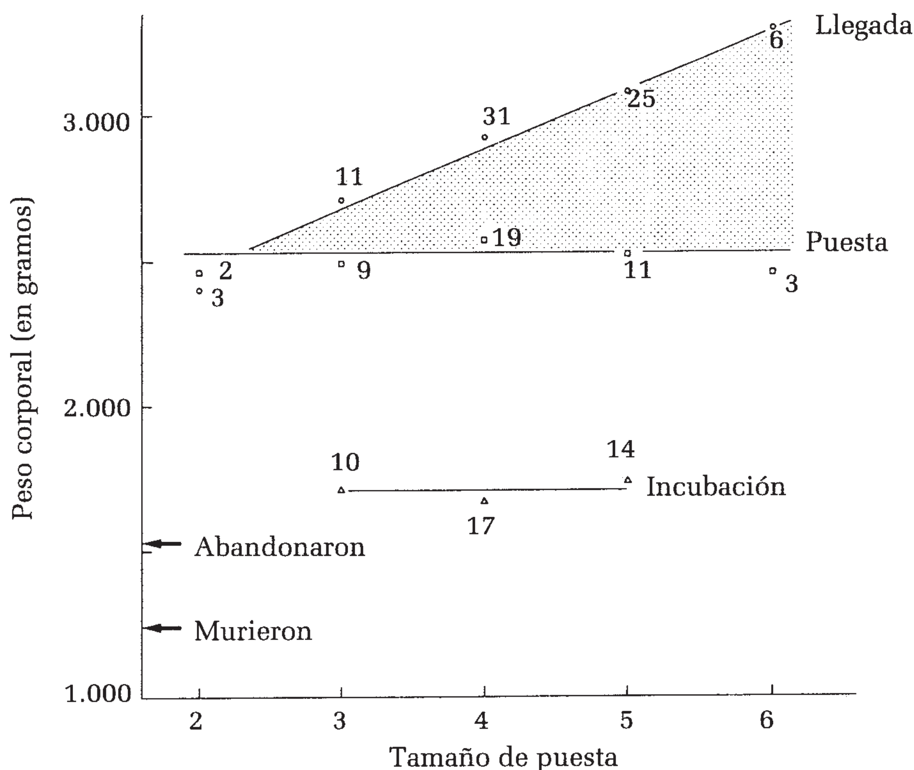


Figura 16.5.–Cambios en el peso corporal de las hembras de ganso nival (*Chen caerulescens*) a lo largo de su ciclo reproductivo en la zona Ártica de Canadá, en relación al tamaño de la puesta. Los números indican el numero de pájaros recolectados en los distintos estadios reproductivos. Para facilitar la comparación se indican los pesos de las hembras que abandonaron los huevos y los de las hembras que murieron de hambre en el nido (Drent y Daan, 1980).

bras que se encuentran en peor condición física a su llegada producen menos huevos, y por lo tanto pierden menos peso; como resultado de estas diferencias en el grado de inversión realizada en la producción de huevos todas las hembras alcanzan pesos similares después de la puesta. Las hembras que pesan por debajo de los 2.000 g ponen huevos más tarde que el resto de la población. Finalmente, las hembras cuya condición física se encuentra por debajo de un cierto umbral, o no se reproducen o mueren. La relación directa que existe entre la cantidad de alimento disponible y las actividades reproductivas se pone de manifiesto cuando se incrementan experimentalmente los recursos alimenticios. Cuando se proveen ratones a las hembras de cernícalo (*Falco tinnunculus*), éstas adelantan la fecha de la puesta y producen más huevos por puesta (Drent y Daan, 1980).

Alimentar a las crías es mucho más costoso energéticamente que poner huevos o incubarlos. La cantidad de alimento que los padres aportan al

nido aumenta de forma exponencial durante los primeros días y alcanza niveles máximos hacia la mitad del período que pasan los pollos en el nido (fig. 16.6) (Drent y Daan, 1980). El gasto energético derivado de la búsqueda de alimento para los pollos llega a ser de 4 veces la tasa metabólica basal, que es el equivalente a trabajos pesados como talar árboles para los hombres. Las horas dedicadas al vuelo en la búsqueda de alimento representan un gasto energético tal que los progenitores pierden peso a medida que aumenta el número de horas que pasan volando.

Los costos derivados de criar pollos son de tal magnitud que pueden llegar a afectar a la supervivencia de los padres (revisión en Lindén y

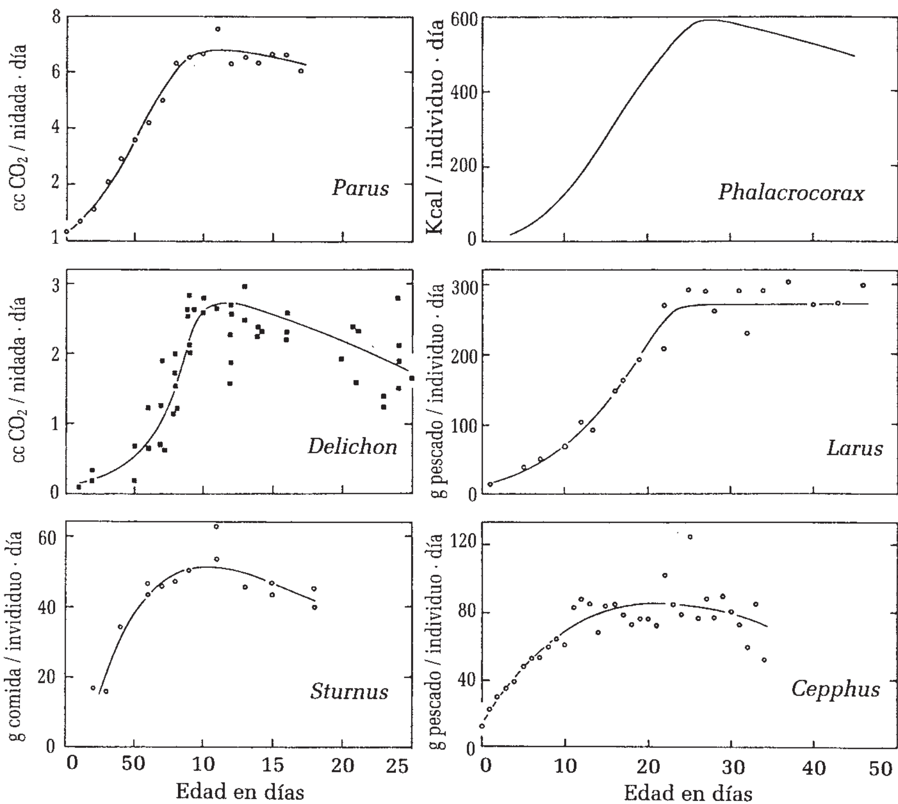


Figura 16.6.–Tasa de provisionamiento de los pollos en seis especies de aves: *Parus major* y *Phalacrocorax auritus* (datos derivados de estimaciones visuales de las presas o del tamaño de los trozos de comida), *Delichon urbica* (los datos se refieren a la tasa metabólica de los pollos en un nido de cuatro medida en el campo que refleja sus requerimientos), *Larus glaucescens* (se indican los requerimientos nutritivos de pájaros en cautividad) y finalmente *Sturnus vulgaris* y *Cepphus columba* (en los que la comida traída al nido fue pesada con una balanza colocada en el mismo nido). En todas las especies la demanda alcanza el máximo aproximadamente hacia la mitad del período que pasan los pollos en el nido (Drent y Daan, 1980).

Møller, 1989). En un estudio observacional de *Delichon urbica* se encontró que las hembras que habían criado dos puestas tenían menos posibilidades de sobrevivir hasta el año siguiente que las hembras que habían criado una sola puesta (Bryant, 1979). Estos costos estaban limitados a las hembras, puesto que los machos no presentan niveles de inversión tan elevados. En los páridos *Parus atricapillus* y *P. cristatus* los individuos que se reproducen sufren mayores tasas de mortalidad que los no reproductores y la mortandad es mayor cuanto mayor sea la puesta (Ekman y Askenmo, 1986). Para estudiar los costos asociados a la crianza de los pollos, además de estudios observacionales también se han llevado a cabo manipulaciones experimentales del número de pollos. En los herrerillos (*Parus caeruleus*) un aumento artificial del número de pollos resultó en una pérdida de peso y un aumento en la mortalidad de las hembras, pero no de los machos (Nur, 1984). Los costos derivados de criar un mayor número de pollos pueden repercutir a lo largo de toda la vida del animal. En las poblaciones naturales de papamoscas de collar (*Ficedula albicollis*) hay individuos que se reproducen durante el primer año de vida e individuos que no se reproducen hasta el segundo año. Los individuos que retrasan su reproducción producen un mayor número de huevos durante los años siguientes que los individuos que empiezan a reproducirse al año, sugiriendo que la reproducción temprana tiene costos que perduran durante toda la vida (fig. 16.7a) (Gustafsson y Part 1990). Sin embargo, puesto que estos dos tipos de individuos se dan de forma natural en la población es difícil determinar si las diferencias en el número de huevos producidos en los años siguientes son una consecuencia de la edad a la que se empezaron a reproducir o de terceros factores que no se controlaron. La forma de solucionar este problema es mediante la manipulación artificial del

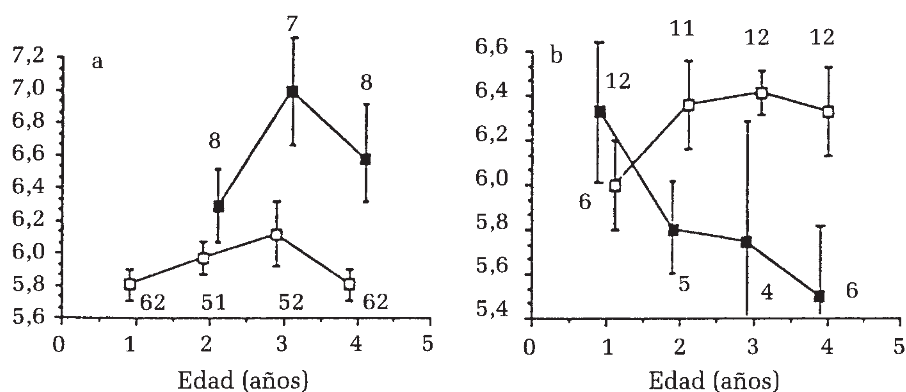


Figura 16.7.–Tamaño de puesta de papamoscas de collar de distintas edades. (a) Datos longitudinales de hembras que se reprodujeron por primera vez al año de edad (símbolos en blanco), y a los dos años (símbolos en negro). (b) Resultados de manipulaciones experimentales en las que se aumentó el número de crías a individuos de un año de edad (símbolos en negro) en comparación con individuos control (símbolos en blanco) (Gustafsson y Part, 1990).

número de huevos presentes en el nido, a base de añadir huevos provenientes de otros nidos. Estos autores aumentaron experimentalmente la cantidad de pollos que había en el nido a individuos de un año de edad y observaron que estos individuos produjeron puestas con un menor número de huevos durante el resto de su vida que los individuos control (fig. 16.7b). Este resultado confirma que es el número de crías en el nido lo que tiene costos para la reproducción futura.

En mamíferos, los costos derivados de la reproducción pueden llegar a ser considerables, particularmente para las hembras, pues, como se ha discutido con anterioridad, en este grupo los machos no suelen participar en el cuidado de las crías. En roedores, las hembras gestantes incrementan la cantidad de calorías que ingieren en un 18-25% (Gittleman y Thompson, 1988). Esto representa un gasto energético considerable porque el costo de la gestación es relativamente elevado en las especies de pequeño tamaño corporal como los roedores. El costo *total* de la gestación es mayor para las especies de gran tamaño corporal, pues éstas producen fetos de mayor tamaño absoluto; sin embargo, *en relación al tamaño del cuerpo* de la madre el gasto diario disminuye en las especies de mayor tamaño, pues los recién nacidos son más pequeños en relación al tamaño de la madre y los períodos de gestación son más largos, extendiendo, por lo tanto, el gasto energético sobre un período de tiempo más largo (Reiss, 1989). Los costos energéticos derivados de la gestación aumentan desproporcionadamente en los últimos estadios.

La lactancia es mucho más costosa energéticamente que la gestación. El gasto energético durante la lactancia equivale de 2,5 a 5 veces el de las hembras en estado no reproductor y la cantidad de calorías ingeridas puede aumentar hasta un 200% (Millar, 1978; Gittleman y Thompson, 1988). En la figura 16.8 se muestra claramente cómo las hembras de roedores aumentan la cantidad de comida que ingieren durante las distintas fases del proceso reproductor, siendo el aumento particularmente marcado durante la lactancia (Bronson, 1985). Incluso en mamíferos de mayor tamaño corporal, donde el gasto energético diario es menor, las hembras lactantes han de aumentar la cantidad de comida que ingieren. El tiempo que las hembras lactantes dedican a alimentarse incrementa hasta un 30% en especies como el ciervo y los babuinos (Altmann, 1983: Clutton-Brock *et al.*, 1982). A pesar del aumento en la cantidad de comida que ingieren las hembras lactantes suelen perder peso, son más vulnerables a los parásitos, son menos fértiles y sufren tasas de mortalidad más elevadas que las hembras no lactantes. Para distinguir entre los costos de la gestación y los de la lactancia, Clutton-Brock *et al.* (1989) compararon las tasas de supervivencia y de fecundidad de hembras de ciervo que no habían producido cría (ni gestación, ni lactancia), de hembras cuya cría había muerto poco después de nacer (gestación, no lactancia), y de hembras cuyas crías habían sobrevivido hasta el destete (gestación y lactancia). Los resultados

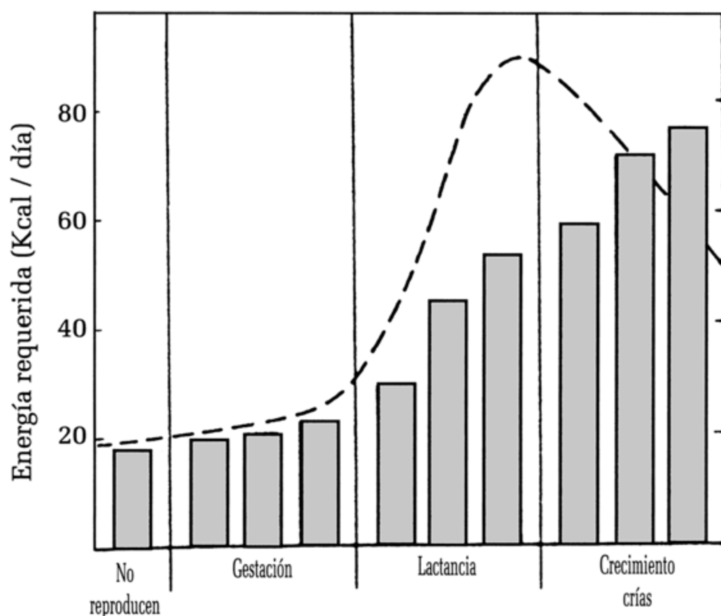


Figura 16.8.–Comparación de los costos energéticos diarios a lo largo del ciclo reproductivo calculado en base a la consumición de comida en roedores del género *Peromyscus* en cautividad (histograma) y de las predicciones teóricas respecto al costo energético en animales en condiciones de libertad (línea discontinua).

indican que las hembras que habían destetado a sus crías exitosamente tenían menos probabilidades de sobrevivir el siguiente invierno y, en caso de sobrevivir, tenían menos probabilidades de producir otra cría al año siguiente, que las hembras que no habían producido cría alguna y que las hembras cuya cría había muerto poco después de nacer. En este estudio, por lo tanto, se demostró que la lactancia tiene costos reproductivos muy superiores a los de la gestación.

En especies como el ciervo, los macacos y los humanos, la lactancia inhibe la reproducción de la madre a través de la estimulación nerviosa que produce la cría al mamar que resulta en la inhibición de los ciclos ováricos. La lactancia no siempre inhibe la reproducción, sino que es un mecanismo gradual de forma que una intensidad de amamantamiento elevada inhibe la ovulación, pero una intensidad baja no tiene ningún efecto inhibidor sobre los ciclos reproductivos de la madre. En los macacos *rhesus* de la colonia de Madingley (Inglaterra) se han podido observar con gran detalle los patrones de amamantamiento de las crías y se ha demostrado que las hembras que tienen crías lactantes durante la estación de apareamiento no se reproducen si éstas maman muy frecuentemente, pero conciben de nuevo si la frecuencia es baja (fig. 16.9) (Gomendio, 1989a). Uno de los factores que provoca una alta frecuencia de amamantamiento,

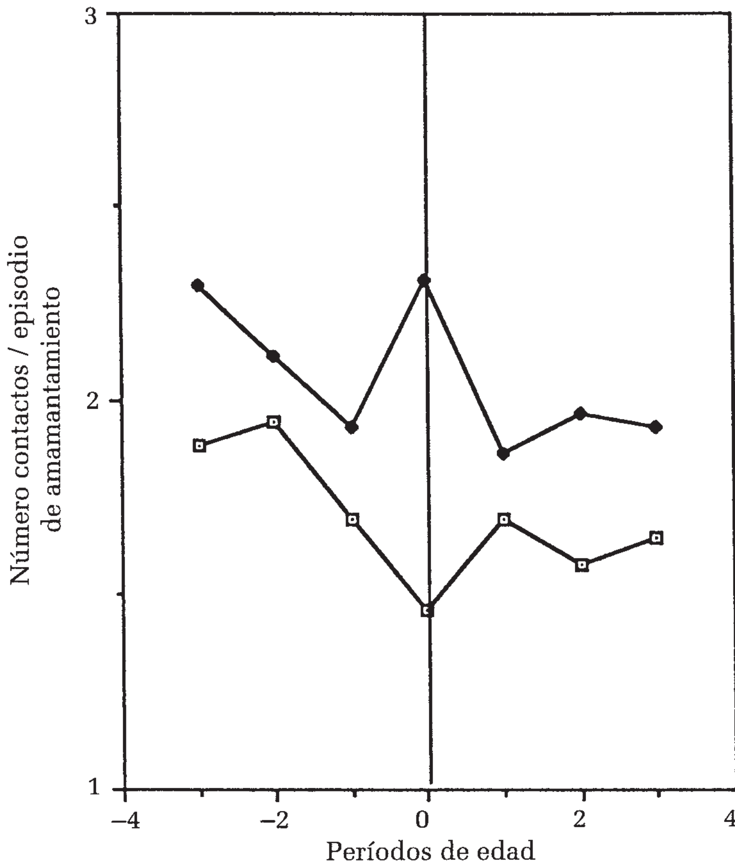


Figura 16.9.–Número de contactos que las crías de macaco rhesus realizan por episodio de amamantamiento en relación al momento en que la madre concibió en el caso de las madres que se quedaron preñadas de nuevo (cuadrados en blanco) y en relación a la aparición del estro en el caso de las hembras que no se reprodujeron de nuevo (círculos en negro) (Gomendio, 1989).

y por lo tanto inhibición de la reproducción, es la falta de alimento. En el ciervo se ha observado que las madres que no ingieren el suficiente alimento se encuentran en mala condición física y producen menos leche y más despacio (fig. 16.10) (Loudon *et al.*, 1983). La disminución en la producción de leche hace que sus crías estén hambrientas y mamen frecuentemente para estimular la producción de leche y conseguir las cantidades mínimas para sobrevivir. Por el contrario, las madres que están bien alimentadas producen leche en cantidades abundantes de forma que cada vez que sus crías maman quedan saciadas por un largo período de tiempo, lo cual resulta en una frecuencia baja de amamantamiento, que no disminuye la fertilidad de la madre. Al actuar de esta forma la lactancia actúa como un mecanismo muy sensible de contracepción natural, pues retrasa el nacimiento de la siguiente cría cuando las condiciones alimenticias no

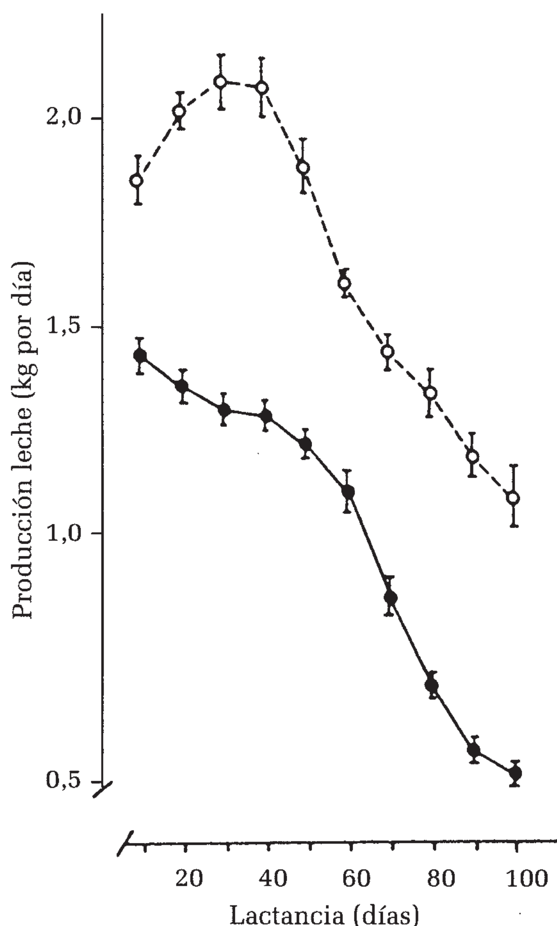


Figura 16.10.–Producción de leche (en kg por día ± s.e.m.) en hembras de ciervo que pastaron en las colinas (círculos negros) o en pastos permanentes (círculos en blanco) a lo largo de la lactancia. La producción de leche fue medida pesando a las crías antes y después de mamar. En las colinas la comida era de peor calidad que en los pastos permanentes (Loudon *et al.*, 1983).

son buenas, la madre se encuentra bajo estrés energético y la cría actual sufre retrasos en su crecimiento. Este mecanismo también opera en humanos y explica por qué las madres cuyos bebés maman poco frecuentemente quedan embarazadas antes, ya sea porque la madre produce abundante leche y el bebé sólo necesita pocas tomas para estar bien alimentado o porque la madre introduce alimentos sólidos a una edad temprana. Algo tan sencillo como la lactancia materna es, por lo tanto, el sistema contraceptivo más poderoso en muchos países del tercer mundo.

Los costos derivados del cuidado parental pueden abarcar el ámbito de las relaciones sociales en especies de elevada complejidad social. En primates

cercopithecinos, como los babuinos y los macacos, las hembras forman el núcleo de la organización social y permanecen en los grupos donde nacen, mientras que los machos emigran durante la adolescencia (Smuts *et al.*, 1987). En estos grupos las relaciones sociales con otros miembros del grupo son muy importantes, pues determinan el grado de agresiones que un individuo recibe de otros y su acceso a recursos limitados como la comida, y esto influye a su vez sobre la fecundidad de las hembras y la mortalidad de sus crías. Para el éxito reproductivo de las hembras es, pues, muy importante contar con buenas relaciones sociales. Como se ha comentado anteriormente, las hembras de primates han de aumentar la cantidad de tiempo que dedican a comer para contrarrestar el enorme gasto energético de la lactancia. Pero generalmente los animales cuentan con un apretado horario de actividades dentro de su rutina diaria que son esenciales para su supervivencia y reproducción. Cualquier incremento en el tiempo dedicado a la alimentación tendrá que ser extraído del tiempo que normalmente se dedica a otras actividades. Altmann (1983) calculó que en los babuinos de Amboseli las hembras no reproductoras dedican un 43% de su tiempo a comer, mientras que las hembras lactantes incrementan el tiempo dedicado a alimentarse a medida que crece la cría hasta alcanzar un 60-70% de su tiempo total. En un estudio similar realizado en babuinos gelada, Dunhar y Dunbar (1988) demostraron que el tiempo extra que las madres dedican a comer es sustraído inicialmente del tiempo que antes dedicaban a descansar (fig. 16.11). A medida que las crías crecen aumentan sus requerimientos energéticos y las madres han de dedicar más y más tiempo a comer para conseguir producir niveles adecuados de leche. Cuando las crías tienen aproximadamente 4 meses de edad las madres ya han utilizado todo el tiempo que antes dedicaban a descansar a comer, y empiezan a utilizar también parte del tiempo previamente dedicado a socializar. Esto indica que para estas hembras el tiempo que dedican a socializar es muy importante, pues sólo lo sacrifican cuando ya han agotado el tiempo de descanso. Es más, cuando las madres empiezan a dedicar menos tiempo a socializar son muy selectivas en la forma en que lo hacen, pues restringen el tiempo que dedican a las relaciones menos intensas sin que se altere en absoluto el tiempo que dedican a las relaciones más estrechas, especialmente a las relaciones con sus familiares más cercanos que son una fuente de apoyo considerable en las interacciones agonísticas. De esta forma salvaguardan las relaciones que son más importantes para su éxito reproductivo.

Para disminuir los costos derivados del cuidado maternal algunas especies restringen los nacimientos a la época del año más rica en alimento. Este es el caso de los primates de reproducción estacional, que sincronizan su ciclo reproductivo de forma que la lactancia coincida con la época del año en que el alimento es más abundante. Una buena alimentación durante la lactancia ayuda a amortiguar el elevado gasto energético. En la figura 16.12 podemos ver que en el caso de los monos vervet las hem-

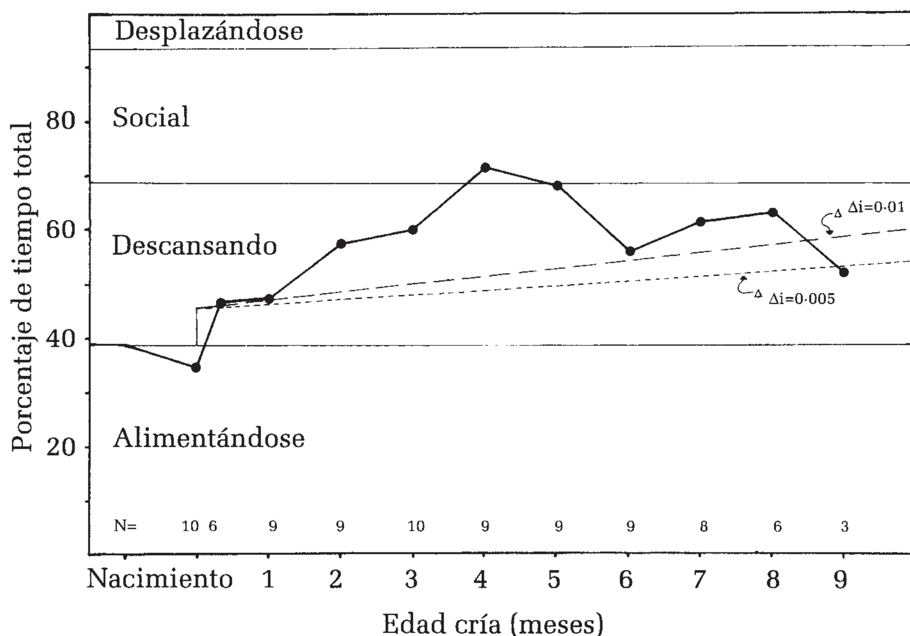


Figura 16.11.–Proporción de su tiempo que las madres de babuino gelada dedican a cada actividad en relación a la edad de la cría. Las líneas horizontales a lo largo del gráfico señalan la proporción de tiempo que las madres no lactantes dedican normalmente a cada una de las actividades. Las líneas discontinuas muestran la proporción de tiempo que las madres deberían dedicar a alimentarse según el modelo de Altmann. La línea continua indica la proporción de tiempo que las hembras lactantes de gelada dedicaron a comer a medida que sus crías crecían (Dunbar y Dunbar, 1988).

bras conciben al comienzo de la época seca y la gestación coincide más o menos con la época en que hay poco alimento (Lee, 1987). Las crías nacen al comienzo de la época de lluvias, de forma que los meses en los que las crías necesitan más leche coinciden con los meses más ricos en alimento. Cuando el alimento empieza a disminuir de nuevo, las crías ya son lo suficientemente mayores como para comenzar a independizarse nutritivamente de la madre y son destetadas. Otros mecanismos compensatorios incluyen la acumulación de grasa antes de la reproducción (p. ej., las mujeres acumulan grasa durante la gestación, que será utilizada durante la lactancia), y la reducción de la tasa metabólica basal en las hembras lactantes.

Como hemos visto, los machos en general no invierten tanto como las hembras en el cuidado de las crías, y por lo tanto no sufren costos energéticos importantes. Para los machos el principal costo derivado del cuidado de las crías suele ser la pérdida de oportunidades para aparearse de nuevo. Por ejemplo, en la rana *Eleutherodactylus* los machos que cuidan de las crías no producen vocalizaciones y no se aparean durante el tiempo que se dedican a esta actividad (Townsend, 1986).

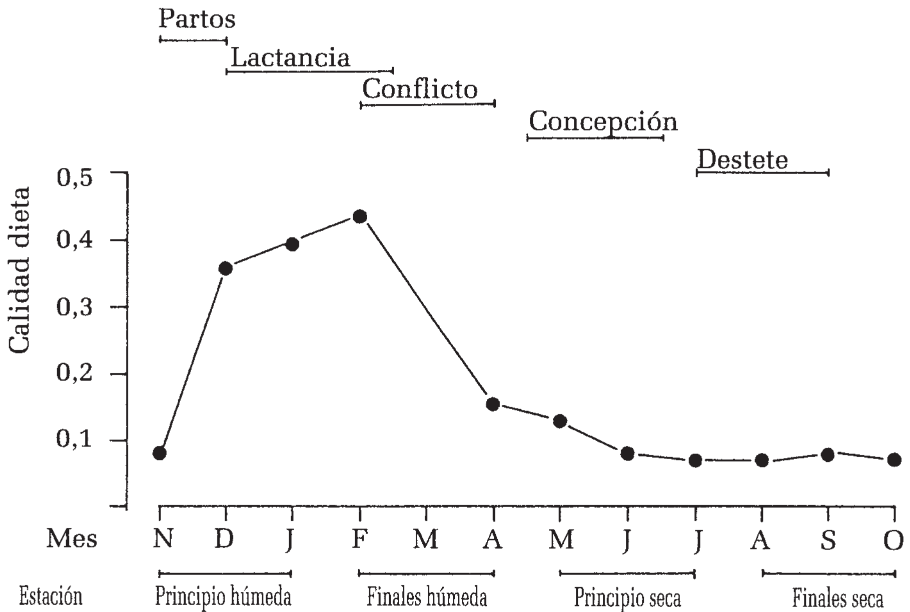


Figura 16.12.–Patrones estacionales que siguen los sucesos reproductivos y las relaciones madre-cría en los monos vervet en relación a los meses del año y a la calidad del alimento disponible (Lee, 1987).

Algunos de los trabajos que han examinado los costos derivados de la reproducción no han encontrado prueba de ello, lo cual ha generado cierta controversia (Bell, 1980; Partridge y Harvey, 1985, 1988; Boyce, 1988; Lindén y Møller, 1989; Partridge, 1989; Reznick, 1992). En estos trabajos se han encontrado correlaciones positivas entre el número de crías y la supervivencia de los progenitores, que han conducido a algunos autores a argumentar que la reproducción no es costosa. La explicación más plausible es que dentro de las poblaciones animales hay una gran variación en la condición física o en el acceso a recursos por parte de los individuos que la componen. Los individuos que disfrutan de una buena condición física o que cuentan con abundante alimento se reproducen temprano, producen muchas crías y presentan altas tasas de supervivencia, lo cual genera correlaciones positivas entre estas variables que han sido erróneamente interpretadas como prueba de que la reproducción no es costosa. Por ejemplo, las crías de ciervo que han nacido en primaveras cálidas nacen con mayor peso, crecen más deprisa, son más fecundos y tienen una longevidad más alta (Albon y Clutton-Brock, 1988). Siguiendo el mismo patrón, en macacos las hijas de hembras dominantes heredan el rango materno, con lo cual disfrutan de prioridad de acceso a los recursos durante toda su vida; estas hembras crecen más deprisa, empiezan a reproducirse antes y producen más hijos a lo largo de su vida reproductora.

Esto no quiere decir que una alta fecundidad no implique costos, si no que bajo condiciones favorables los costos reproductivos se reducen. Por el contrario, los individuos que se encuentren en peor condición física o que cuenten con pocos recursos verán su reproducción limitada y aún así los costos serán elevados. Así pues, las diferencias inter-individuales pueden oscurecer los costos derivados de la reproducción. De forma similar, cuando las condiciones son muy favorables para toda una población, será difícil hallar evidencia de costos, pues éstos serán relativamente pequeños, y cuando las condiciones empeoren los costos se harán evidentes. Finalmente, es posible que en algunos casos los costos derivados de la reproducción se hagan notar más adelante en la vida del animal y no hayan sido detectados en estudios de corta duración.

16.6. Ciclos vitales: tamaño corporal y tasas de mortandad

Existe una gran variación en las tasas de reproducción y las tasas de mortandad que los distintos grupos animales presentan a cada edad a lo largo del ciclo vital. Los herrerillos empiezan a reproducirse al año de nacer, se reproducen todos los años hasta que mueren y cada invierno se enfrentan a unas tasas de mortandad del 50%. El salmón tiene un ciclo vital muy diferente, pues se reproduce una sola vez a los tres años de vida y muere inmediatamente después. Incluso dentro de grupos más uniformes, como es el caso de los mamíferos, hay especies que producen muchas crías a la vez de pequeño tamaño, como los roedores, mientras que otras, como los elefantes, producen una sola cría cada 2 ó 3 años en la que invierten mucho tiempo y energía. ¿Por qué ha surgido esta variedad de ciclos vitales y cuál es el valor adaptativo de las distintas alternativas? En un mundo ideal donde la reproducción no fuera costosa sólo existiría un tipo de organismo evolutivamente perfecto que maximizaría simultáneamente todos los aspectos reproductivos. Este organismo hipotético ha sido apodado el «demonio darwiniano» (Partridge y Harvey, 1988): empezaría a reproducirse al nacer, produciría enormes cantidades de crías durante su infinita existencia y todos sus descendientes sobrevivirían. Obviamente esto no es posible, y dado que la energía disponible ha de repartirse entre el crecimiento, el mantenimiento y la reproducción, todo ciclo vital implica compromisos (revisiones en Williams, 1966; Gadgil y Bossert, 1970; Stearns, 1976; Charlesworth, 1980; Boyce, 1988; Partridge y Harvey, 1988; Lindón y Møller, 1989; Reznick, 1992). Los distintos ciclos vitales son, pues, el resultado de compromisos («trade-offs») reproductivos. Por ejemplo, si las tasas de crecimiento se reducen cuando hay reproducción temprana, y un gran tamaño corporal supone una elevada fertilidad, la selección natural favorecerá un retraso de la reproducción y un elevado éxito reproductivo más tarde en el ciclo vital. Hay limitaciones fisiológicas y ecológicas sobre las combinaciones de tasas reproductivas

y de supervivencia específicas de cada edad que se pueden conseguir en la práctica.

Una de las características más llamativas del estudio comparado de ciclos vitales es que los diferentes componentes del ciclo vital suelen covariar. En euterios, por ejemplo, las especies de pequeño tamaño suelen vivir vidas cortas, se empiezan a reproducir temprano, presentan tasas altas de reproducción y niveles bajos de inversión parental por cría, como es el caso de los ratones, mientras que las especies de gran tamaño suelen vivir mucho tiempo, se empiezan a reproducir tarde, producen pocas crías e invierten mucho en cada una, como es el caso de los gorilas (Eisenberg, 1981; Millar y Zammuto, 1983; Read y Harvey, 1989). ¿Por qué no producen los gorilas muchas crías de pequeño tamaño?

Mucha de la variación en ciclos vitales se puede explicar por diferencias en el tamaño corporal. Se denomina «alometría» al estudio del tamaño corporal y sus consecuencias. Los distintos componentes del ciclo vital se encuentran estrechamente asociados con el tamaño corporal, pero muchas veces la relación no es linear o isométrica (exponente = 1), de forma que en relación al tamaño corporal las especies grandes y pequeñas presentan diferencias importantes. Por ejemplo, la cantidad de energía invertida en la reproducción por unidad de tiempo varía con el tamaño corporal con un exponente menor de 1,0 (aproximadamente, de 0,75 en mamíferos; Reiss, 1989). Esto quiere decir que un aumento en el tamaño corporal irá acompañado por un aumento menor de esta variable. Por lo tanto, *en relación al tamaño corporal* las especies pequeñas invierten más en la reproducción por unidad de tiempo que las especies grandes. Hay que tener en cuenta que distintos grupos de organismos pueden presentar distintos tipos de relaciones alométricas. En mamíferos, la duración del período de gestación aumenta al aumentar el tamaño corporal de la madre (fig. 16.13). Sin embargo, la relación entre duración de la gestación y tamaño corporal es diferente para mamíferos altriciales y precoces. Los mamíferos precoces, que paren un número menor de crías en un estado más avanzado del desarrollo, tienen períodos de gestación más largos en relación a su tamaño corporal que los mamíferos altriciales. Esto se explica porque en relación a su tamaño corporal el desarrollo fetal en especies precoces es más lento que en especies altriciales.

Se han encontrado relaciones alométricas entre el tamaño corporal y diversos componentes del ciclo vital (Peters, 1983; Calder, 1984; Martin, 1984; Reiss, 1989). Resumiendo en pocas palabras un campo rico en información, el tiempo que dura cada generación y la edad a la que se alcanza la madurez reproductora aumenta al aumentar el tamaño corporal cuando se consideran organismos tan diversos como los virus y las sequoias gigantes. En aves, el peso de los huevos, la duración de la incubación y la edad a la que los pollos abandonan el nido aumentan al aumentar el tamaño corporal. De forma similar en mamíferos, las especies de mayor

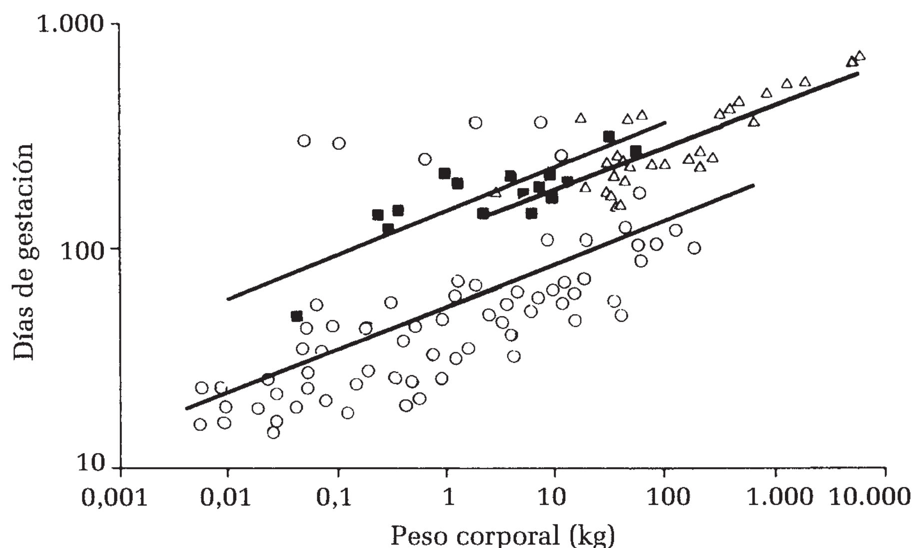


Figura 16.13.–Duración del período de gestación en relación al peso corporal de la madre en distintas especies de mamíferos, según sean altriciales (círculos blancos), precoces (triángulos blancos) o intermedias entre ambos tipos (cuadrados negros) (May y Rubenstein, 1984).

tamaño experimentan gestaciones más largas, producen crías que pesan más al nacer, dan de mamar a las crías durante más tiempo y las crías pesan más al ser destetadas. La interpretación de estas relaciones no es tan sencilla como puede parecer a primera vista. La cantidad de leche producida por día y la cantidad de energía absoluta dedicada diariamente a la producción de leche también aumenta con el peso corporal de la madre con un exponente de 0,75. Como consecuencia de esta alometría, la producción diaria de leche como porcentaje del peso maternal disminuye al aumentar el peso corporal. Así pues, la producción diaria de leche en la musaraña pigmea representa un 28% del peso corporal, mientras que para un elefante representa un 1,25% del peso corporal. Por lo tanto, la inversión diaria en relación al tamaño corporal es mayor en especies pequeñas. Sin embargo, como la lactancia dura más tiempo en especies de gran tamaño, el gasto energético total de la lactancia cada vez que se reproducen es mayor en especies de gran tamaño.

En aves y mamíferos las especies de mayor tamaño corporal producen un número menor de crías cada vez que se reproducen, pero viven más tiempo. La combinación de estos dos factores da como resultado que el número de crías producidas por generación es independiente del tamaño corporal de la especie.

Como consecuencia de la estrecha relación existente entre el tamaño corporal y todos estos componentes de lo ciclos vitales, algunos autores han sugerido que la selección natural actúa principalmente sobre el ta-

maño corporal y que éste, a su vez, determina las tasas de desarrollo y la duración de los distintos períodos del desarrollo (Calder, 1984; Martin, 1984; McNab, 1988). Según este argumento, los distintos componentes de los ciclos vitales son consecuencia del tamaño corporal, y por lo tanto no precisan ser explicados con argumentos de tipo adaptacionista.

Esta visión es criticada por otro grupo de autores, que entienden los ciclos vitales como consecuencia de la selección actuando sobre las posibles combinaciones de tasas de mortandad y de reproducción (Williams, 1966; Gadgil y Bossert, 1970; Stearns, 1976; Charlesworth, 1980; Boyce, 1988; Partridge y Harvey, 1988; Read y Harvey, 1989; Promislow y Harvey, 1990). Según este grupo de autores, la mortandad de los adultos en relación a la mortandad juvenil juega un papel primordial a la hora de determinar los componentes del ciclo vital (entendiendo como tal la mortandad no relacionada con costos reproductivos). Cuando la mortandad de los adultos es elevada se favorece el desarrollo rápido y las tasas de reproducción elevadas. Las especies con baja esperanza de vida en poblaciones naturales tienden a progresar rápidamente por los estadios de su ciclo reproductor y a invertir una proporción mayor de su energía diaria en la reproducción, mientras que las especies con alta esperanza de vida progresan despacio a través de las etapas de su ciclo reproductor. Puesto que los mamíferos grandes tienen bajos niveles de mortandad de adultos y altos niveles de mortandad juvenil, mientras que las especies pequeñas muestran elevados niveles de mortandad a lo largo de todo el ciclo vital, parte de la relación entre tamaño corporal y tasa reproductiva podría deberse a una correlación entre tamaño corporal y mortalidad. En aves, cuando las tasas de mortandad de adultos son bajas las puestas son de menor tamaño, hay altos niveles de inversión en cada cría y se retrasa la edad de madurez reproductiva. Es fácil de entender que cuando las tasas de mortandad son elevadas la selección no favorecerá el ahorro de recursos para la reproducción futura, pues éste es un hecho improbable.

Las poblaciones de guppys (*Poecilia reticulata*) que viven en Trinidad proveen una oportunidad única para estudiar la influencia de las tasas de mortandad sobre la evolución de los ciclos vitales. Estos peces viven en poblaciones aisladas, y cada una de estas poblaciones convive con predadores que se especializan en peces de distintas edades. En aquellas poblaciones en las que los predadores se alimentan de individuos maduros, los individuos empiezan a reproducirse a edades más tempranas, los intervalos entre puestas sucesivas son más cortos, el esfuerzo reproductivo es mayor, y en cada puesta producen un mayor número de crías de menor tamaño, que los individuos de poblaciones donde los predadores prefieren individuos jóvenes. Para demostrar que la predación diferencial sobre individuos de distintas clases de edad es el factor determinante de estas diferencias se trasladaron peces de una localidad donde había predadores que se comían a los peces maduros a otra localidad donde había

predadores que se especializaban en los individuos juveniles. Después de 11 años (o 30-60 generaciones), los individuos trasladados habían respondido a las nuevas tasas de predación retrasando la edad a la que comenzaban a reproducirse, invirtiendo menos en cada esfuerzo reproductivo y produciendo menos crías de mayor tamaño corporal de acuerdo con las predicciones teóricas (Reznick *et al.*, 1990).

16.7. Factores ecológicos

Algunas de las diferencias interespecíficas que se han observado no pueden ser explicadas ni por diferencias en el tamaño corporal ni por diferencias en las tasas de mortandad. Los factores ecológicos pueden contribuir a aclarar estas diferencias. Los pinnípedos son un bonito ejemplo, pues presentan una gran variedad de adaptaciones de sus métodos de lactancia a diversos ambientes ecológicos. Este grupo comprende a los otáridos (leones marinos y focas) y los fócidos (focas verdaderas). Las hembras de otáridos se alimentan durante el período de lactancia, para lo que han de abandonar a las crías temporalmente en tierra mientras ellas van al mar a alimentarse (Trilimich, 1990). La duración de estos viajes al mar va aumentando a medida que las crías crecen. La edad a la que las crías son destetadas en distintas especies está negativamente correlacionada con la latitud. Las dos especies subpolares destetan a sus crías a la edad de 4 meses, porque es entonces cuando comienza el invierno y los peces de los que se alimentan migran. Esto obliga a madre y cría a migrar también, y puesto que son cazadores solitarios esto fuerza la separación entre ellos. Por el contrario, la especie que vive en las islas galápagos no desteta a sus crías hasta después del primer año de vida. Dentro de una misma población, las estrategias que siguen las madres también varían de acuerdo a las condiciones ecológicas. En las islas galápagos, cuando los recursos alimenticios escasean las madres pasan más tiempo en el mar buscando comida alejadas de sus crías. El grado de diferencias es notable, pues en la estación del año en que la comida escasea las madres desaparecen por períodos de 4 a 5 días, mientras que en las épocas favorables sólo se van por períodos de 1 día. Los problemas que las madres enfrentan a la hora de encontrar comida repercuten negativamente en la cantidad de leche que producen por unidad de tiempo, lo cual implica que las crías obtienen menos leche de sus madres, y por lo tanto crecen más despacio. Para conseguir que sus crías sobrevivan bajo estas condiciones las madres han de compensar las bajas tasas de crecimiento de sus crías con un alargamiento del período de lactancia, lo cual aumenta los costos reproductivos, pues de esta forma se retrasa la producción de la siguiente cría.

Las hembras de fócidos siguen una estrategia muy distinta, pues permanecen junto a sus crías durante todo el período de lactancia sin ali-

mentarse (Oftedal *et al.*, 1987). Durante este prolongado ayuno las madres utilizan los recursos que han acumulado previamente en forma de grasa. Como resultado de esta asociación continua entre madre y cría, el período de lactancia es más corto que en los otáridos, aunque presenta una considerable variación en relación al hábitat. Las especies que se reproducen en hielo tienen períodos de lactancia más cortos que las que se reproducen en tierra, porque el hielo se quiebra durante las tormentas, lo que favorece tasas de desarrollo rápidas que aseguren la supervivencia de la cría en caso de que quede accidentalmente separada de la madre. Estas diferencias en la duración del período de lactancia se encuentran asociadas a variaciones en el contenido de la leche materna. Todas las focas producen leche que es muy rica energéticamente, pero las especies de lactancia corta tienen un mayor contenido de grasa en la leche. El ejemplo extremo es la foca de capuchón (*Cystophora cristato*), que se reproduce en hielo y desteta a sus crías a los 4 días, durante los cuales las crías ganan una media de 5,7 kg de peso diarios. Para mantener esta increíble tasa de crecimiento las hembras de esta especie producen 8,5 kg de leche al día con un contenido de grasa del 60%. Es de destacar que a pesar de esta producción masiva de leche, puesto que la lactancia dura sólo 4 días, el gasto energético total es menor que en especies con períodos de lactancia más largos.

16.9. Resumen

Existe una enorme variación entre las distintas especies en la forma en que los progenitores cuidan de sus crías y en el sexo que se encarga de estas tareas. El principal objetivo del enfoque evolutivo es entender el valor adaptativo de las estrategias comportamentales que observamos en los individuos a base de analizar las consecuencias reproductivas de las mismas. La teoría evolutiva propone que para entender la evolución de los patrones de cuidado parental es necesario incorporar los conflictos de intereses entre machos y hembras, y entre progenitores y crías.

El conflicto entre machos y hembras deriva del hecho de que cada uno intenta conseguir maximizar su propio éxito reproductivo incluso a costa de los intereses del otro sexo. Son dos los factores principales que influyen en la forma en que los machos y hembras resuelven este conflicto de intereses. Por una parte, distintos grupos de animales tienen distintas limitaciones fisiológicas y diferentes ciclos vitales que pueden predisponer a un sexo a realizar más cuidado parental que el otro. Por otra parte, hay factores ecológicos que determinan cuáles son los costos y beneficios asociados con el cuidado parental, y por lo tanto pueden modificar el balance en uno u otro sentido. Los modelos teóricos que se han utilizado para explicar la distribución de los distintos tipos de cuidado parental se han basado en los beneficios de desertar (o sea, de abandonar a las crías), en contraposición a los beneficios de ayudar a la pareja a cuidar las crías.

Todas las teorías funcionales asumen que el cuidado parental implica costos para el progenitor que afectan a su propia supervivencia o bien suponen una disminución de su éxito reproductivo futuro. El concepto de costos derivados de la reproducción es un concepto central de la teoría de ciclos vitales que propone que para maximizar el éxito reproductivo han evolucionado compromisos («trade-offs») entre la reproducción y las demás funciones, así como entre los distintos componentes de la reproducción.

La diversidad de los ciclos vitales que existen se han intentado explicar de dos formas distintas. Una hipótesis propone que la selección natural actúa principalmente sobre el tamaño corporal y que los distintos componentes de los ciclos vitales son consecuencia del tamaño corporal. La hipótesis alternativa propone que el principal determinante de los ciclos vitales son las tasas de mortandad que determinan cuándo empieza a reproducirse un animal y cuánto invierte en la reproducción. Sin embargo, otros factores ecológicos también juegan un papel importante.

Capítulo 17

Estrategias individuales de inversión parental

MONTSERRAT GOMENDIO

Tradicionalmente se ha considerado que cada especie presentaba patrones de comportamiento que eran seguidos por todos los miembros de esa especie. Hoy sabemos que esto no es cierto y que dentro de una misma especie los distintos individuos pueden seguir estrategias muy diferentes. En este capítulo se analizará la flexibilidad de los patrones de cuidado parental entre los individuos de una misma especie. Como ya hemos visto en varias ocasiones, para maximizar su propio éxito reproductivo los progenitores han de equilibrar los beneficios derivados de su inversión presente con los costos que supone para su reproducción futura. Por lo tanto, cuando los beneficios y los costos derivados del cuidado parental varían sería de esperar que los progenitores fueran capaces de responder flexiblemente de acuerdo a sus intereses reproductivos.

17.1. Variación en relación a beneficios

Una de las predicciones más obvias es que la inversión parental debería de aumentar cuanto mayor sea el grado de certeza sobre la relación de parentesco, puesto que un animal que invierte en un individuo no emparentado no obtiene beneficios reproductivos (Winkler, 1987; Montgomerie y Weatherhead, 1988). Dicho de otra forma, cuanto menos seguro esté un progenitor de que una cría es suya, menos debería de invertir en ella. El estudio de acentor común en el jardín botánico de Cambridge provee una vez más evidencia muy clara a este respecto (Burke *et al.*, 1989). En los grupos poliándricos en los que una hembra se aparea con dos machos, el macho dominante intenta evitar continuamente que el macho subordinado se aparee con la hembra, puesto que si ambos se aparean compartirán la paternidad de las crías. Cuando la hembra pone los huevos ambos machos

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 443-465. 1994.

la ayudan en el cuidado de las crías, pero el macho subordinado ajusta el grado de ayuda que provee al número de veces que haya conseguido aparearse con la hembra. Cuantas más veces se haya apareado con la hembra, más ayuda. El valor adaptativo de esta estrategia quedó claro una vez que se realizaron análisis de ADN que demostraron que cuantas más veces se hubiese apareado el macho subordinado, mayor era la proporción de crías que le correspondían. Por lo tanto, el número de apareamientos es una clave muy acertada que los machos subordinados utilizan para calcular el número de crías que son suyas y ajustar así sus niveles de inversión al número de crías que producen.

Otra predicción derivada de la teoría evolutiva es que el cuidado parental debería de incrementar al aumentar el número de crías, pues al aumentar el número de descendientes aumentan los beneficios derivados de la inversión presente (Lazarus y Inglis, 1986; Winkler, 1987; Montgomerie y Weatherhead, 1988). En apoyo de esta predicción se ha observado que en roedores las madres de camadas mayores producen más leche y de mejor calidad (Konig *et al.*, 1988). Esta predicción abarca no sólo el aporte de alimento, sino otros aspectos del cuidado parental como es la defensa de las crías. En peces y aves se ha demostrado que los progenitores con más crías son más propensos a defender el nido (e. g., Greig-Smith, 1980). Sin embargo, estos resultados son difíciles de interpretar porque puede haber una tercera variable responsable de esta asociación. Es posible, por ejemplo, que los individuos en mejor condición física o con acceso a mejores recursos produzcan más crías y las defiendan mejor, sin que halla un relación causa-efecto entre estas dos últimas variables. Para solucionar este problema se han realizado estudios experimentales en los que se ha aumentado el número de crías en el nido a base de añadir crías procedentes de otros nidos. Estos estudios experimentales han demostrado que al aumentar el número de crías en el nido los progenitores responden aumentando,- la defensa de la prole (Carlisle, 1985; Windt y Curio, 1986), y por lo tanto han probado que el número de crías es la verdadera causa de los niveles de defensa que se observan en los progenitores. En uno de estos estudios experimentales se simularon ataques de predadores acercando un cuervo disecado a los nidos de esmerejones (*Falco columbarius*) (Wikiund, 1990). Los progenitores que por causas naturales o artificiales tenían un mayor número de crías en el nido eran más propensos a defenderlo. Además, defendían más a menudo a los pollos de las primeras puestas, que tienen más posibilidades de sobrevivir, que los pollos de segundas puestas, indicando que los progenitores también varían su comportamiento en relación a la calidad de las crías.

Siguiendo con el último punto, si la calidad de las crías es un factor importante a la hora de determinar los niveles de inversión, los progenitores deberían de invertir más en las crías cuando el individuo con el que se aparean es de alta calidad (asumiendo que las crías van a heredar

la calidad de la pareja). En un estudio de pavos reales (*Pavo cristatus*) se observó que las hembras preferían aparearse con machos que tenían colas Muy ornamentadas, en el sentido de que tenían muchos «ojos» dibujados en la misma. Cuando a las hembras se les asignaban al azar machos que diferían en el grado de ornamentación de la cola, se observó que las hembras que se apareaban con los machos «atractivos» ponían más huevos que las hembras que se apareaban con los machos menos vistosos (Petrie y Williams, 1993). Por lo tanto, las hembras invierten más cuando se aparean con machos atractivos, posiblemente porque las crías que producen son de mejor calidad. Lo que aún está por dilucidar es cómo se benefician las hembras de aparearse con un macho «atractivo». Los machos de pavo real tan sólo contribuyen el esperma, pues no alimentan a la hembra durante el cortejo ni participan en el cuidado de las crías. Podría ser que los machos más vistosos poseyeran un genotipo de mejor calidad y que estos genes pasasen a las crías y les confiriesen, por ejemplo, mayores posibilidades de supervivencia, o que tan sólo las crías macho se beneficiasen al heredar los rasgos que hacen al padre atractivo, como propone «la hipótesis del hijo sexy».

En algunos casos la teoría evolutiva predice que los progenitores pueden llegar a sacrificar a alguna de sus propias crías si con esto aumentan su éxito reproductivo total. Cuando el valor reproductivo de una cría desciende por debajo de un cierto umbral los progenitores deberían cesar de proveer cuidado parental si con esto aumentan las posibilidades de supervivencia del resto de las crías o mejoran sus propias posibilidades de reproducirse de nuevo. En una revisión O'Connor (1978) demostró que cuando la reducción del número de pollos beneficiaba al resto de los pollos o a los progenitores, los pollos más jóvenes se dejaban morir de hambre. Este es el caso cuando los recursos alimenticios son escasos. En roedores las madres suelen matar a algunas de sus propias crías cuando no cuentan con suficientes recursos alimenticios, y en algunos casos ingieren las crías que sacrifican, utilizándolas por lo tanto como fuente adicional de energía. En el laboratorio se pueden diseñar experimentos en los que se varía la cantidad de ejercicio físico que una hembra tiene que realizar para conseguir comida mediante un programa de computador que determina el número de vueltas que el animal tiene que dar en una rueda giratoria antes de obtener una unidad de alimento. Utilizando este diseño experimental se demostró que cuando el estrés energético era alto, las madres sacrificaban a algunas de sus crías (Perrigo, 1987). Al reducir el número de crías estas madres conseguían mantener tasas de crecimiento normales en las crías restantes. Lógicamente, las hembras lactantes se enfrentan a menudo a situaciones de este tipo en libertad cuando la comida escasea y han de aumentar el tiempo y la energía que dedican a buscar comida.

Las aves raramente eliminan activamente a sus crías, pero la eclosión asincrónica de los huevos podría haber evolucionado como mecanismo de

reducción de puestas ante condiciones desfavorables (revisión en Magrath, 1990). Cuando todos los pollos de un nido nacen a la vez, las diferencias de tamaño entre los pollos del nido son mínimas, y si el alimento escasea todos se ven afectados de forma similar. Esto puede resultar contraproducente para el éxito reproductivo de los padres si el alimento que recibe cada pollo es insuficiente para garantizar su supervivencia. Por el contrario, la eclosión asincrónica de los huevos da lugar a grandes diferencias en tamaño entre los pollos que aseguran que cuando la comida escasea los más pequeños mueran (e. g., Slagsvold, 1986). La muerte de los más pequeños redunda en beneficio del resto de los pollos, pues hay menos a repartir y aumenta la cantidad de comida que reciben los supervivientes. De esta forma sólo unos pocos pollos se ven afectados y el resto consigue desarrollarse de forma normal. El valor adaptativo de la asincronía queda claro en un estudio de mirlos (*Turdus merula*), en el cual se manipuló experimentalmente el grado de asincronía en los nidos (Magrath, 1989). Estas manipulaciones se pueden realizar con relativa facilidad en aves, pues, al contrario de lo que ocurre en mamíferos, los progenitores suelen aceptar huevos o crías de otros nidos que se colocan en el suyo. En este estudio se encontró que cuando el alimento escasea sobreviven más pollos en las puestas asincrónicas que en las sincrónicas, pues en estas últimas ninguno de los pollos recibe suficiente alimento (fig. 17.1).

Cuando las posibilidades de supervivencia de las ¿rías son mínimas, o los beneficios derivados de las crías presentes son pequeños comparados con los costos, los progenitores deberían abandonar a sus crías (Mock, 1984). En un estudio de patos *Anas discors* (Armstrong y Robertson, 1988) se observó que cuando se redujo experimentalmente el número de huevos los padres desertaron la puesta, pues los beneficios que les reportaba el invertir en puestas muy pequeñas no compensaban los costos. Aún cuando los beneficios derivados de una puesta determinada son pequeños, los padres sólo abandonan cuando tienen posibilidades de reproducirse de nuevo durante la época reproductora, pues de lo contrario el abandono no aporta ningún beneficio. Esto queda claramente ilustrado en la observación de que los progenitores abandonan las puestas pequeñas con mayor facilidad al comienzo de la época de apareamiento que hacia el final, probablemente porque al principio aún queda tiempo para intentar producir una puesta mayor (Mock y Parker, 1986). De la misma forma, las especies que viven más tiempo desertan las puestas con mayor facilidad que las que se enfrentan a tasas de mortandad elevadas, pues estas últimas no tienen muchas posibilidades de poder reproducirse de nuevo (Mock, 1984).

17.2. Variación en relación a los costos

Puesto que el grado de inversión debería de estar relacionado con los costos que se derivan de ella, los animales jóvenes deberían invertir me-

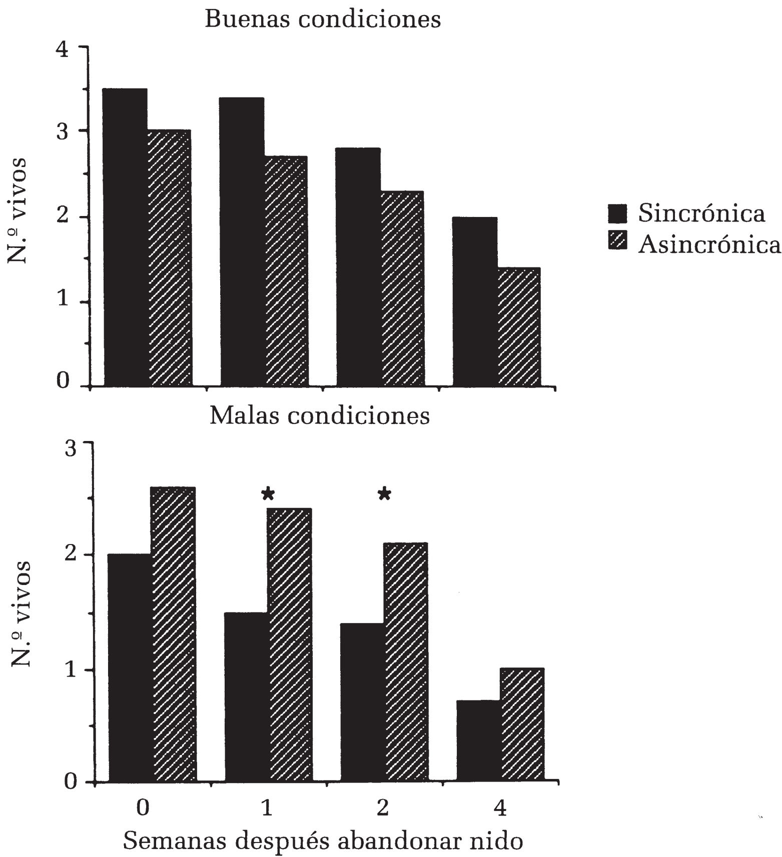


Figura 17.1.–Efecto de la eclosión asincrónica de los pollos sobre la supervivencia de los mismos en mirlos en condiciones buenas y de escasez de alimento (De Magrath, 1989, en Clutton-Brock, 1991).

nos en sus crías si sufren mayores costos reproductivos que los animales de más edad (Williams, 1966; Pianka, 1976; Curio, 1983). Hay varias razones por las que a los animales más jóvenes les puede resultar más costoso reproducirse. En algunos casos los animales más jóvenes aún no han terminado de crecer cuando se reproducen por primera vez; por lo tanto, la energía de la que dispongan habrán de repartirla entre su propio crecimiento y la reproducción. Si la energía que dedican a su propio crecimiento disminuye como consecuencia de la reproducción, retrasarán la edad a la que alcancen el tamaño adulto, o incluso pararán de crecer antes de haberlo alcanzado, con las consecuencias negativas que esto supone para sus posibilidades reproductivas futuras. En macacos rhesus, al igual que en otras muchas especies de primates, las hembras se reproducen por primera vez mucho antes de haber alcanzado el tamaño adulto, y durante la lactancia dedican parte de la energía disponible a

su propio crecimiento. Esto resulta en una menor producción de leche en las hembras primíparas que en las multíparas, lo que obliga a las crías de primíparas a mamar frecuentemente, inhibiendo de esta manera la reproducción materna (Gomendio, 1989b). Como consecuencia de esta inhibición reproductiva, las hembras primíparas casi nunca se reproducen de nuevo al año siguiente de nacer su cría, como ocurre en el caso de las multíparas. Está claro, pues, que los costos reproductivos son mucho más elevados para las hembras primíparas que para las multíparas.

En especies en las que las tasas de mortandad aumentan entre los individuos viejos, las madres de mayor edad tienen menos posibilidades de vivir para reproducirse de nuevo, por lo que deberían invertir más en las crías presentes. Por el contrario, los costos derivados de la reproducción tienen un mayor peso para las madres jóvenes, a quienes aún les quedan muchas oportunidades para reproducirse, que podrían verse amenazadas si los costos son elevados. La evidencia con la que contamos parece apoyar esta hipótesis. En las gaviotas de California (*Lorus californicus*) los progenitores de mayor edad crían un mayor número de pollos aparentemente porque los alimentan más intensamente que los progenitores de menor edad (Pugesek, 1981). En los ciervos de Escocia, las crías de madres de más de 12 años de edad maman más tiempo, y como consecuencia se encuentran en mejor condición física, que las crías de madres de mediana edad y tienen más posibilidades de sobrevivir el primer invierno (Clutton-Brock, 1984). Las madres viejas de ciervo presentan mayores niveles de inversión en sus crías a pesar de que se encuentran en peor condición física que otras hembras.

En algunos roedores las hembras preñadas abortan o reabsorben los embriones ante la presencia de un macho que no les es familiar, fenómeno que se conoce por el nombre de «efecto bruce» (Bruce, 1959). Al igual que en los casos en los que los machos cometen infanticidio, el beneficio para los machos resulta obvio, pues de esta forma pueden aparearse inmediatamente con la hembra y conseguir que ésta invierta en sus propias crías, en lugar de en las crías de otro macho. Sin embargo, para que una respuesta de este tipo haya evolucionado en las hembras éstas han de sacar algún beneficio. La interpretación más aceptada es que en estas especies, cuando una hembra preñada se enfrenta a un macho no familiar, la probabilidad de que éste mate a las crías nada más nacer es muy elevada. Ante estas condiciones a la hembra le interesa terminar lo antes posible la inversión en una camada que tiene muy pocas posibilidades de sobrevivir y empezar a invertir rápidamente en otra que cuente con mayores esperanzas de supervivencia (revisión en Cockburn, 1988).

Siguiendo la misma lógica se ha predicho que los progenitores deberían de proveer menos cuidado a sus crías cuando la escasez de recursos aumenta los costos derivados del cuidado parental (Carlisle, 1982). De acuerdo con esta predicción se ha observado que en condiciones de escasez de

alimento las aves ponen menos huevos (Drent y Daan, 1980), dejan morir a las crías más pequeñas (ver más arriba), y en especies que producen pocas crías a la vez la disminución en el aporte de comida al nido resulta en una disminución de las tasas de crecimiento de los pollos (Drent y Daan, 1980). De forma análoga, las hembras de mamíferos producen menos leche cuando las condiciones alimenticias declinan, lo que resulta en una disminución de las tasas de crecimiento de las crías (Loudon *et al.*, 1983; Trillmich, 1990). El crecimiento lento de las crías resulta en un retraso en la edad a la que son destetadas, pues de otra forma no podrían sobrevivir (Lee, 1987; Trillmich, 1990). Cuando las condiciones son muy malas, las madres abandonan a las crías y de esta forma aseguran su propia supervivencia y la posibilidad de reproducirse de nuevo cuando las condiciones mejoren.

Finalmente, puesto que para los machos el mayor costo derivado del cuidado de las crías es la pérdida de oportunidades para aparearse con otras hembras, los machos deberían invertir menos en las crías cuando esto resulte en una disminución de sus posibilidades de aparearse de nuevo (Carlisle, 1982; Armstrong y Robertson, 1988). En algunos casos son los machos más atractivos los que más afectados se ven por la pérdida de oportunidades para aparearse de nuevo, pues los machos menos atractivos no disfrutan de muchas oportunidades para aparearse en ningún caso. En su colonia de pinzones cebra (*Poephilia guttata*), Burley (1982, 1988) observó que podía variar el atractivo tanto de machos como de hembras al ponerles anillas de colores en las patas. Así pues, los machos preferían a las hembras con anillas negras, mientras que los machos preferidos por las hembras eran los de anillas rojas, y los menos preferidos eran los de anillas verdes. Los machos a los que se les puso las anillas preferidas por las hembras aumentaron su atractivo de forma considerable, por lo que disfrutaron de numerosas oportunidades para aparearse. Al ver sus posibilidades mejoradas estos machos disminuyeron los niveles de cuidado paternal, y de esta forma consiguieron aparearse con otras hembras. Los machos más atractivos consiguieron, pues, pasar a un estado de poliginia, lo cual es de destacar en una especie que normalmente practica la monogamia. Por el contrario, los machos de anillas menos atractivas incrementaron sus niveles de cuidado paternal como medio para conseguir pareja y retenerla. Como consecuencia de este incremento en el cuidado de las crías, los machos menos atractivos sufrieron tasas de mortalidad más elevadas y tuvieron un menor éxito reproductivo. Merece la pena destacar que los machos que se aparearon con las hembras de anillas más atractivas invirtieron más en el cuidado de las crías como forma de retener a estas hembras.

17.3. Inversión parental en crías macho y hembra

Los primeros modelos teóricos que se plantearon si debería haber inversión diferencial en crías macho y hembra llegaron a la conclusión de

que en una *población* la proporción de sexos al nacimiento debería de ser de 50:50 y que la inversión total en machos y hembras debería de ser similar (Fisher, 1930). Sin embargo, los modelos más recientes se han centrado en las estrategias de *individuos* dentro de una población y sugieren que bajo determinadas circunstancias las madres deberían de invertir más en uno u otro sexo. La primera hipótesis fue propuesta por Trivers y Willard (1973), quienes postularon que cuando la inversión parental afecta al éxito reproductivo de las crías, las madres que pueden invertir mucho (es decir, las madres en buena condición física) deberían de invertir más en el sexo con mayor varianza en su éxito reproductivo. Puesto que en general los machos presentan una mayor varianza en el éxito reproductivo que las hembras (Clutton-Brock, 1988), la hipótesis predeciría que las hembras en buena condición física deberían de invertir más en las crías macho que en las crías hembra.

Los mamíferos poligínicos cumplen estas premisas particularmente bien, pues el grado de diferencias en la varianza reproductiva de machos y hembras es especialmente marcado, y la inversión maternal tiene repercusiones importantes para el éxito reproductivo de las crías. En el ya clásico estudio longitudinal de ciervos de Escocia se demostró que, efectivamente, las madres dominantes producían una proporción mayor de crías macho que hembra, mientras que las hembras subordinadas producían una mayor proporción de crías hembra (Clutton-Brock *et al.*, 1984). Las madres dominantes disfrutan de prioridad de acceso a los recursos alimenticios, y por lo tanto se encuentran en buena condición física, lo que les permite producir abundante leche. Los altos niveles de inversión en las crías macho se traducen en un mayor peso al nacer y una frecuencia mayor de amamantamiento, que resultan en una mejora en las tasas de supervivencia, un crecimiento rápido y un aumento en el tamaño adulto. La mejora en las tasas de supervivencia es especialmente importante para las crías macho, pues sus rápidas tasas de crecimiento implican elevados requerimientos energéticos que les hacen más vulnerables en los períodos de escasez de alimento que las crías hembra. Puesto que en los ciervos el tamaño corporal tiene una importancia decisiva en las peleas entre machos por el acceso sexual a las hembras, los hijos de madres dominantes vencen a otros machos de menor tamaño corporal, consiguen de esta forma harenes con un gran número de hembras y su éxito reproductivo es muy elevado (Clutton-Brock *et al.*, 1982, 1986, 1988). Los altos niveles de inversión que las madres dominantes se pueden permitir no tienen una influencia tan grande sobre el éxito reproductivo de sus hijas, pues para las hembras el aumento en la cantidad de leche que reciben, y el consiguiente incremento en el tamaño adulto, no se traducen en un número tan elevado de descendientes como en el caso de los machos. Recordemos que el grado de diferencias entre machos es tal que un macho exitoso llega a producir decenas de crías, y los menos afortunados ninguna, mientras

que las diferencias entre hembras son del orden de «0» a «9» crías. Precisamente porque el éxito reproductivo de las hembras no se ve tan influido por los niveles de inversión maternal, a las madres subordinadas les interesa producir hijas, pues los bajos niveles de inversión no tendrán consecuencias tan negativas para su reproducción como en el caso de producir hijos, quienes es probable que no pudiesen producir una sola cría en toda su vida. En resumen, las madres dominantes consiguen más nietos si producen machos, mientras que las madres subordinadas consiguen más nietos si producen hembras (fig. 17.2) (Clutton-Brock, 1985).

Resultados similares han sido obtenidos en otros estudios de mamíferos marcadamente poligínicos, tales como los mamíferos marinos, el bisonte americano y los elefantes, donde se ha observado que los machos pesan más al nacer y maman más frecuentemente o son destetados más tarde (revisiones en Clutton-Brock y Albon, 1982; Clutton-Brock, 1985; Redondo *et al.*, 1993). Estas diferencias comportamentales están relacionadas con diferencias en la cantidad de leche ingerida, que en los casos más extremos, como en algunas focas, llegan a ser un 61% superior en machos que en hembras (Costa y Gentry, 1986). Como consecuencia de estas diferencias en los niveles de inversión, las madres con hijos pierden

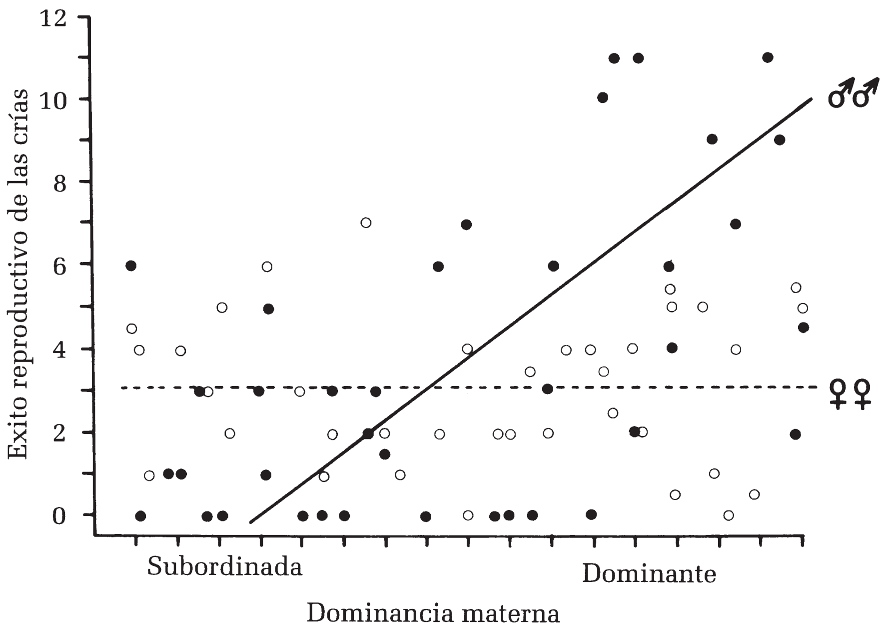


Figura 17.2.–Éxito reproductivo a lo largo de todo el ciclo vital de machos y hembras de ciervo en relación al rango de dominancia de la madre (Clutton-Brock, 1985). Los círculos en negro representan machos y los círculos en blanco representan hembras. El éxito reproductivo de los hijos está positivamente correlacionado con el rango de sus madres, mientras que el de las hijas no lo está.

más peso y, en general, tardan más en producir la siguiente cría y sufren tasas de mortandad más elevadas que las madres con hijas.

En algunas especies de mamíferos poligínicos no se han detectado diferencias entre machos y hembras en los niveles de inversión que reciben, lo cual se puede deber a varias causas. En el caso de algunos ungulados, las madres presentan niveles de inversión en sus crías que están cerca del máximo posible, y por lo tanto no pueden superar este nivel para favorecer a los machos (Byers y Moodie, 1990). En otros casos el dimorfismo sexual entre machos y hembras aparece como consecuencia de diferentes tasas de crecimiento después del destete, y por lo tanto no está relacionado con diferencias en los niveles de inversión maternal en machos y hembras (Gomendio, 1990).

Los primates cercopitecinos representan a primera vista una excepción a esta regla, pues en este grupo las madres dominantes tienden a producir hembras y las madres subordinadas machos (fig. 17.3) (Altmann, 1980; Simpson y Simpson, 1982; Gomendio, 1990). Sin embargo, esta aparente discrepancia ha sido explicada utilizando una pequeña modificación a la hipótesis original que fue propuesta por Clutton-Brock y Albon (1982): que las madres deberían invertir más en el sexo cuyo éxito reproductivo

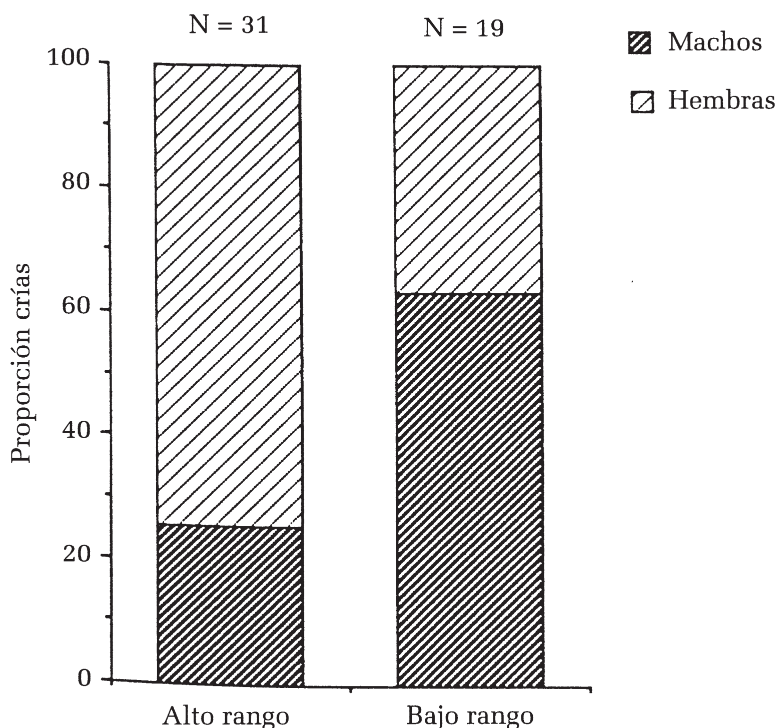


Figura 17.3.–Diferencias entre hembras dominantes y subordinadas de macaco rhesus en la proporción de crías macho y hembra que producen (Gomendio, 1990).

se viera más influido por esa inversión. Se ha argumentado que, a pesar de que en estos primates son los machos los que presentan una mayor varianza en el éxito reproductivo (Clutton-Brock, 1988), es posible que sean las hembras las que más se beneficien del rango de dominio de sus madres. En estas especies las hembras permanecen en el grupo social donde nacen y heredan el rango de sus madres, y el rango de dominio en general se mantiene estable por el resto de sus vidas y conlleva importantes consecuencias reproductivas. Los machos, sin embargo, emigran cuando son adolescentes y, aunque la evidencia es aún muy fragmentaria, parece que no se ven muy influidos por el rango de sus madres. Bajo estas condiciones, las hembras dominantes se beneficiarían de producir hijas que se verían reproductivamente favorecidas por una situación social privilegiada, mientras que las madres subordinadas se beneficiarían más de producir machos, que al emigrar dejarían atrás las consecuencias negativas de un bajo rango de dominio. Información reciente sobre las cebras parece apoyar esta interpretación, pues en este grupo son también las hembras las que heredan el rango de dominio de la madre, y las madres dominantes producen hembras mientras que las subordinadas producen machos (Lloyd y Rasa, 1989). Un estudio reciente de monos araña provee una interesante excepción: en esta sociedad son las hembras las que emigran y los machos los que heredan el rango materno y se ven influidos por él reproductivamente. En consonancia con las predicciones generadas por esta hipótesis las hembras dominantes producen machos y las subordinadas hembras (MacFarland y Symington, 1987). Sin embargo, en este estudio no se pudo determinar el sexo de las crías al nacer, y por lo tanto no está claro si las diferencias en la proporción de machos y hembras se deben realmente a diferencias en el número de machos y hembras producidos, o si se debe a diferencias en la mortalidad de machos y hembras durante los primeros meses de vida.

Las observaciones realizadas en primates cercopitecinos han sido interpretadas de forma alternativa (aunque no incompatible) por otros autores. En las especies en las que las hembras permanecen en sus grupos natales y los machos emigran, en condiciones de escasez de recursos alimenticios serán las hembras las que competirán intensamente entre sí (Van Schaik, 1983). En algunas poblaciones de primates se ha observado que para disminuir el nivel de competición entre las hembras, el grupo en su conjunto produce una mayor proporción de machos que de hembras, pues los primeros emigran y no representan competidores potenciales (Clark, 1978; Johnson, 1988). Al aplicar esta hipótesis al nivel intrapoblacional, Silk (1983) sugirió que las hembras dominantes podrían disminuir el nivel de competición para ellas y sus descendientes si cada vez que las hembras subordinadas produjesen hembras (potenciales competidores) les dirigiesen niveles de agresión tales que aumentaran los niveles de mortandad hasta el punto de provocar que las madres subordinadas

modificaran facultativamente el sexo de sus crías a favor de una mayor producción de machos. La evidencia de la que se dispone apoya esta propuesta, pues las hijas de madres subordinadas reciben elevados niveles de agresión, como consecuencia de los cuales incrementa su mortalidad. Es más, las hijas de madres subordinadas tienden a ser excluidas de los lugares que contienen alimento y sufren tasas de mortandad más elevadas que otros individuos durante los períodos de escasez.

Recientemente se ha resaltado la importancia de considerar los costos reproductivos a la hora de predecir sesgos en la proporción de sexos al nacimiento. Un estudio comparativo de ciervos y macacos (Gomendio *et al.*, 1990) ha revelado que los costos reproductivos derivados de criar a uno de los dos sexos son de tal magnitud para las madres subordinadas que podrían haber jugado un papel decisivo en la evolución del sesgo a favor del sexo menos costoso. En ciervos, las madres dominantes se encuentran en una condición física tan ventajosa que el criar machos, a pesar de ser energéticamente costoso debido a las elevadas tasas de crecimiento, no les implica ningún costo reproductivo. Por el contrario, las hembras subordinadas no se encuentran físicamente preparadas para afrontar los elevados requerimientos energéticos de las crías macho, y como consecuencia sufren elevadas tasas de mortalidad y una reducción de su fecundidad después de criar machos (fig. 17.4). Estos costos reproductivos son tan grandes que su importancia a la hora de explicar la mayor producción de crías hembra por parte de las hembras subordinadas es indudable. Los macacos representan el caso opuesto, y la comparación de estas dos especies ilustra cómo una misma hipótesis puede generar predicciones distintas cuando cambian las premisas. En los macacos los costos energéticos derivados de criar machos y hembras no varían mucho porque, a pesar de existir dimorfismo sexual, las curvas de crecimiento para machos y hembras son similares durante el período en el que dependen de sus madres. Sin embargo, existen elevados costos de naturaleza social. Como se ha mencionado anteriormente, las hembras dominantes se muestran muy agresivas hacia las hembras subordinadas con hijas, lo cual fuerza a éstas a proteger a sus hijas en el vientre. Estos niveles de protección resultan en una alta frecuencia de amamantamiento que causa una inhibición de la reproducción materna (Gomendio, 1990). Así pues, las madres subordinadas con hijas sufren una marcada disminución de su fecundidad, que hace que los machos les resulten más beneficiosos reproductivamente (fig. 17.5). Una vez más, las hembras dominantes no sufren costos reproductivos ni al criar machos ni al criar hembras. En conclusión, es posible que los costos reproductivos asociados a la crianza de uno de los sexos contribuyan a la selección a favor de una mayor producción del otro sexo, particularmente entre las hembras subordinadas que sufren costos muy marcados al criar a uno de los sexos: machos en el caso de los ciervos y hembras en el caso de los macacos.

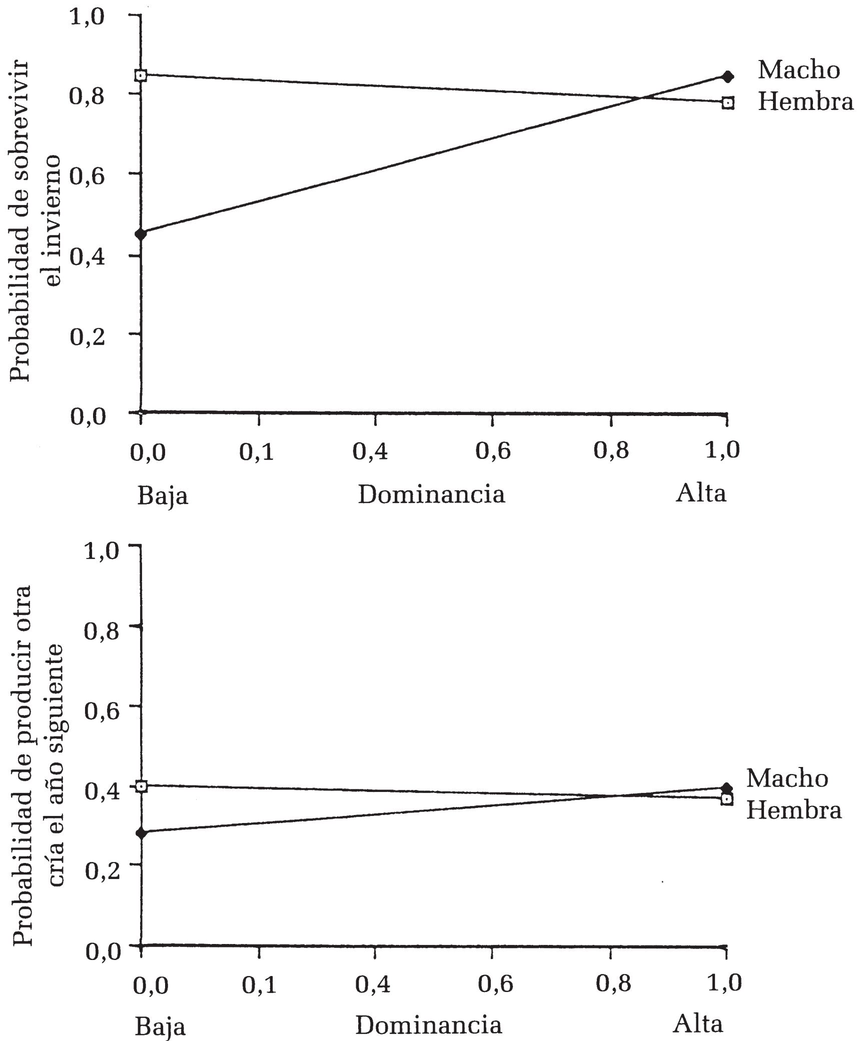


Figura 17.4.–Comparación de madres de ciervo con cría macho y hembra en cuanto a la probabilidad que dichas madres tienen de sobrevivir el invierno (a) y de producir otra cría al año siguiente (b) en relación al rango de dominancia de la madre. Las madres dominantes tienen una probabilidad alta de sobrevivir el invierno y de reproducirse de nuevo independientemente del sexo de la cría. Por el contrario, las madres subordinadas ven disminuidas sus posibilidades de supervivencia y su fecundidad cuando crían machos (Gomendio *et al.*, 1990).

No hay que olvidar que algunos de los estudios que han investigado patrones de inversión maternal en machos y hembras no han encontrado diferencias. En el momento actual es difícil saber si estos resultados refutan de alguna forma la hipótesis, pues no se posee suficiente información para poder elaborar predicciones. Para realizar predicciones sólidas se necesita información sobre el efecto que la inversión maternal tiene sobre

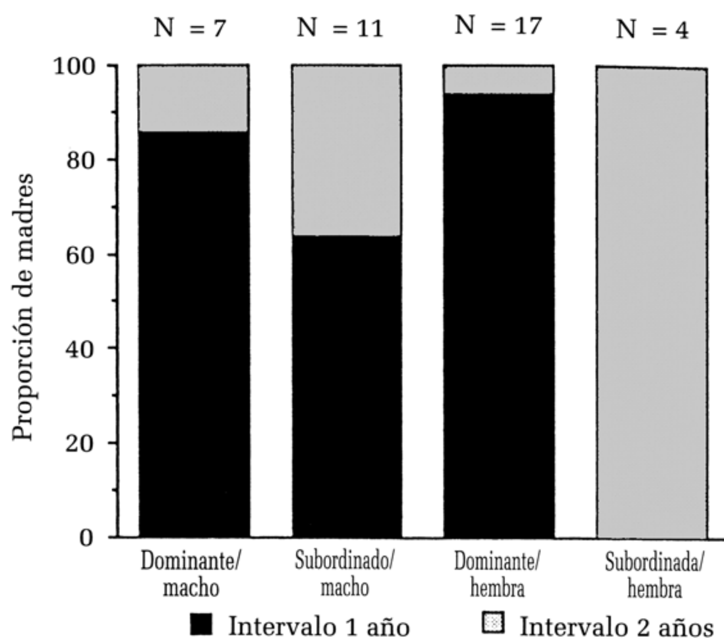


Figura 17.5.–Diferencias en la duración de los intervalos entre nacimientos entre hembras de macaco rhesus dominantes y subordinadas después de criar machos o hembras (Gomendio, 1990). La hembras dominantes tienden a reproducirse en años consecutivos independientemente del sexo de sus crías, mientras que las hembras subordinadas nunca se reproducen al año siguiente de criar a una hembra.

el éxito reproductivo de machos y hembras, sobre los costos de criar a machos y hembras y sobre el grado de cooperación y competición que cada sexo tiene con los progenitores. La información de la que disponemos en el presente es mínima.

Un aspecto totalmente desconocido y de importancia fundamental es el mecanismo por el que las hembras varían la proporción de crías de uno u otro sexo que producen. Se han avanzado algunas ideas preliminares, como que podría darse mortalidad diferencial de espermatozoides X e Y en el tracto genital femenino, o que la proporción de sexos podría variar en relación al momento del ciclo en el que se produzca la fecundación. Hoy por hoy son hipótesis a investigar.

En uno de los pocos estudios que se han realizado en aves sobre este tema se encontró que en los periquitos (*Melopsiltacus undulatus*), ni los machos ni las hembras alimentan preferentemente a crías de uno u otro sexo (Stamps *et al.*, 1987). Sin embargo, los machos alimentan más a los nidos que contienen una mayor proporción de crías hembra, y las hembras de estas polladas se benefician reproductivamente de estos altos niveles de inversión. Se ha sugerido que esta estrategia es más eficiente en aves que el discriminar individualmente a los machos y las hembras

porque esto requeriría tiempo y reduciría la cantidad de alimento que se aporta al nido.

17.4. Conflicto paterno-filial

Como hemos visto a lo largo de este capítulo, los progenitores invertirán en cada una de sus crías el nivel más adecuado para maximizar su propio éxito reproductivo a lo largo del ciclo vital. Desde el punto de vista de la cría es posible, sin embargo, que el óptimo para el progenitor no corresponda con el óptimo para el éxito reproductivo de la cría. Trivers (1974) propuso que entre todo progenitor y su cría hay un conflicto de intereses genético que se expresa a nivel comportamental. Este conflicto de intereses genético surge del hecho de que todo progenitor, al estar igualmente relacionado genéticamente con cada una de sus crías (coeficiente de parentesco o CP = 1/2), intentará dividir de forma más o menos equitativa su inversión, de forma que maximize el número de descendientes. Cada una de sus crías, por el contrario, al estar más relacionada consigo misma (CP = 1) que con sus hermanos (CP = 1/2 si comparten madre y padre, 1/4 si sólo comparten madre), intentará conseguir niveles de inversión más elevados para sí misma, aun a costa de los intereses de sus hermanos y de sus progenitores. Se esperaría, por lo tanto, que las crías intentaran conseguir mayores niveles de inversión parental y por más tiempo de lo que los progenitores han sido seleccionados para proveer.

En su artículo original Trivers utiliza el ejemplo de un caribú recién nacido. Si medimos el beneficio en términos del éxito reproductivo de la cría, y el costo en términos de la disminución en el éxito reproductivo futuro de la madre, durante las primeras etapas de su desarrollo los beneficios derivados de la provisión de leche serán muy elevados para la cría de caribú, pues de otra forma no podría sobrevivir, y los costos para la madre serán pequeños. A medida que la cría de caribú crece los beneficios derivados del cuidado parental empiezan a disminuir, pues la cría es cada vez más capaz de sobrevivir por sí misma y los costos para la madre aumentan, pues la lactancia es un proceso costoso energéticamente que va minando sus reservas y los requerimientos energéticos de la cría aumentan a medida que aumenta de tamaño. En el momento en que el costo para la madre exceda el beneficio, el éxito reproductivo de la madre se verá disminuido si continúa invirtiendo en la cría presente. La progenitores, por lo tanto, serán seleccionados para terminar su inversión en este momento y empezar a invertir en la siguiente cría. Como en el caso de que los hermanos lo sean de madre y padre, el coeficiente de relación parentesco entre ellos es de 1/2, el modelo propone que cada cría debería de intentar conseguir cuidado parental hasta que el costo para la madre fuera más del doble del beneficio para sí mismo. Por lo tanto, el período de conflicto empezaría cuando el índice beneficio/costo fuera menor de 1

(momento en que la madre ha sido seleccionada para dejar de invertir) y terminaría cuando fuera menor de 1/2 (momento en la cría ha sido seleccionada para dejar de intentar conseguir inversión maternal). En la figura 17.6 se representa el índice beneficio/costo derivado de la inversión parental en función del tiempo para dos especies. En la especie I el índice beneficio/costo disminuye rápidamente, y en la especie II, despacio. Las áreas sombreadas corresponden al período en el que, según la teoría, debería de haber conflicto entre la madre y la cría. Como se observa claramente, la forma de la curva del índice beneficio/costo determina la duración del período de conflicto.

El modelo de Trivers propone que progenitores y crías deberían de estar en desacuerdo no sólo sobre la duración del período de inversión, sino también sobre el nivel de inversión a lo largo del período de dependencia. Si los beneficios se miden en unidades de éxito reproductivo de la cría que recibe la inversión y el costo en unidades de éxito reproductivo de futuras crías, se deduce que, puesto que la madre tiene un coeficiente de relación con la cría (CP = 1/2) que es la mitad del de la cría consigo misma (CP = 1), el beneficio para la madre será la mitad del beneficio para la cría (fig. 17.7) (Lazarus y Inglis, 1986). Además, puesto que la madre y la cría están igualmente relacionadas con las crías futuras (CP = 1/2 en el caso de hermanos de padre y madre), y los costos se miden

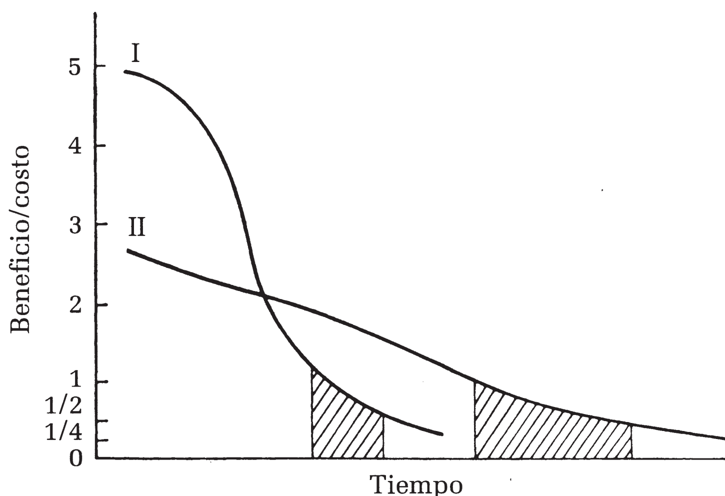


Figura 17.6.–El índice beneficio/costo (B/C) de un acto parental hacia una cría en función del tiempo (Trivers, 1974). El beneficio se mide en unidades de éxito reproductivo de la cría y el costo en unidades comparables de éxito reproductivo de crías futuras de la madre. Se han representado dos especies. En la especie I el índice beneficio/costo disminuye rápidamente; en la especie II, despacio. Las áreas sombreadas indican el período en el que progenitores y crías estarán en conflicto sobre la continuación del cuidado parental. Se asume que los hermanos futuros lo son de padre y madre. Si lo fuesen sólo de madre, el área sombreada debería de extenderse hasta que B/C = 1/4.

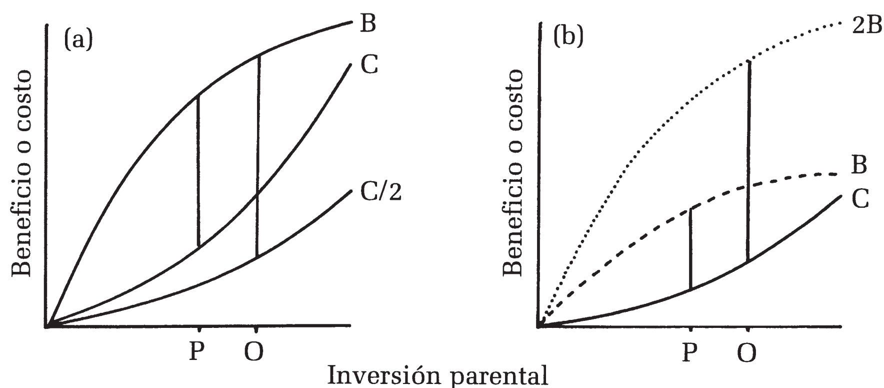


Figura 17.7.–(a) Formulación original de Trivers (1974) del conflicto paterno-filial en el caso en que los hermanos lo sean de padre y madre. Los valores óptimos de inversión parental son «P» para el progenitor y «O» para la cría, pues en estos puntos es donde el beneficio neto se maximiza. B = beneficio para el progenitor y la cría, C = costo para el progenitor, C / 2 = costo para la cría. (b) Reformulación de la teoría propuesta por Lazarus y Inglis (1986): B = beneficio para el progenitor, 213 = beneficio para la cría, C = costo para el progenitor y la cría (Lazarus y Inglis, 1986).

en términos del éxito reproductivo de éstas, los costos derivados de un acto serán iguales para madre y cría. Por lo tanto, madre y cría difieren en el beneficio que derivan de un cierto nivel de inversión, pero no en el costo. En cualquier momento durante el período de dependencia la madre intentará maximizar la diferencia entre el beneficio y el costo derivado de su cuidado. La cría será seleccionada para maximizar la diferencia entre el doble del beneficio y el costo, lo que implica que en todo momento la cría favorecerá un nivel de inversión mayor del que le interesa dar a la madre. Si la cría consigue extraer más recursos de los que la madre ha sido seleccionada para proveer, el éxito reproductivo de la madre disminuirá. Si es la madre quien gana este conflicto, la cría sufrirá una disminución de su potencial reproductivo.

Alexander (1974), criticó la teoría del conflicto paterno-filial argumentando que un comportamiento egoísta de este tipo por parte de las crías no podría evolucionar porque, aunque beneficiase a un individuo en la etapa juvenil, al favorecer la extracción de más recursos de los que a la madre le interesa dar, acarrearía consecuencias negativas para ese mismo individuo en la etapa adulta cuando sus crías extraerían a su vez más recursos de los que al individuo como progenitor le interesa dar. Esta proposición ha sido rechazada en diversos modelos matemáticos, que han demostrado que la evolución de un comportamiento de este tipo es posible (revisiones en Clutton-Brock, 1991; Mock y Forbes, 1992). Estos modelos han llegado a la conclusión de que la solución evolutivamente estable (ESS) a las situaciones de conflicto es la estrategia «pro-rata», que representa un compromiso entre el óptimo materno y el óptimo de la cría. Algunos

modelos han sugerido importantes modificaciones al modelo original (p. ej., Lazarus y Inglis, 1986), pero la idea básica ha permanecido inalterada. Alexander también argumentó que en el caso de que el comportamiento egoísta por parte de las crías pudiese evolucionar, también deberían evolucionar rápidamente contraestrategias en los progenitores. Los modelos matemáticos mencionados sugieren que estas contraestrategias evolucionarían más despacio que el comportamiento egoísta de las crías, y por lo tanto que las crías ganarían el conflicto en la mayoría de los casos.

A pesar del interés despertado por la teoría del conflicto materno-filial y de los numerosos estudios teóricos que ha generado, la base empírica sobre la que se sustenta actualmente es mínima. Parte del problema radica en la dificultad de comprobar la teoría, pues el número de predicciones concretas que se desprenden de ella es bajo. Por otra parte, para poder apoyar o refutar estas predicciones se necesitaría obtener información muy detallada sobre las consecuencias de distintos niveles de inversión para los progenitores, para las crías y para las crías futuras, que en la práctica son imposibles de obtener. Para ilustrar este problema basta con preguntarse cómo se podrían medir los costos y los beneficios derivados de la lactancia con tal precisión que pudiéramos predecir cuándo el índice beneficio/costo disminuye por debajo de 1 como requiere el modelo de la figura 17.8. Para poder dibujar las curvas de costos y beneficios necesitaríamos conocer el éxito reproductivo de las crías a lo largo de todo el ciclo vital, y el de los padres, y saber cómo se ven afectados ambos por distintos niveles de inversión a lo largo de todo el período de dependencia. Estos datos no existen para ninguna especie animal. El avance

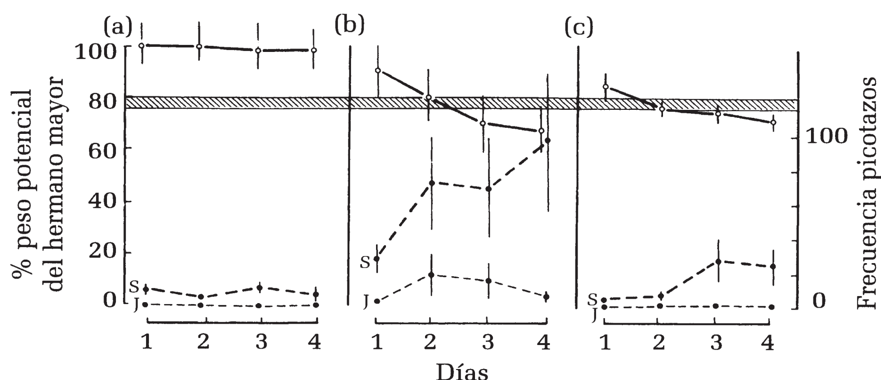


Figura 17.8.–Relación entre los niveles de agresión y la pérdida de peso en nidos de dos crías de bobo de patas azules a las que se les restringió la cantidad de alimento que recibían. J: agresión por parte del pollo más joven, S: agresión por parte del pollo mayor. A los pollos se les colocó cinta adhesiva alrededor del cuello al final del día 1. Se predijo que los niveles de agresión por parte del pollo mayor aumentarían de forma marcada cuando su peso (líneas sólidas) bajase por debajo del 75-80% de su peso normal (el umbral hipotético está representado por la banda horizontal sombreada). (a) Controles, (b) nidos con pollos jóvenes y (c) nidos con pollos mayores.

en este campo depende de la generación de predicciones que se puedan comprobar mediante variables más realistas.

Trivers sugirió que el conflicto de destete en mamíferos, y el conflicto sobre la cantidad de alimento que reciben los pollos en el nido, son buenos ejemplos que demuestran la relevancia de su teoría. En algunas especies de mamíferos se ha observado conflicto comportamental entre madres y crías, pero esto en sí mismo no constituye una prueba concluyente. En primates, cuando las madres rechazan los intentos de mamar de sus crías éstas responden con quejas, lloros y signos de depresión. Este tipo de conflicto se ha utilizado en numerosas ocasiones como prueba de que la madre intenta terminar el período de lactancia, en contra de los intereses de la cría que se rebela contra ello. Los escasos estudios empíricos que se han realizado no apoyan esta interpretación. En los estudios de grupos en libertad el conflicto comportamental surge mucho antes del destete y meses antes de que la madre presente de nuevo signos de actividad sexual (Altmann, 1980). En estos casos se ha sugerido que el conflicto no está relacionado con el destete, sino con una reorganización temporal de las interacciones entre madre y cría, de forma que esta última no interfiera con otras actividades maternas (ver también Dunbar y Dunbar, 1988). Es más, se ha sugerido que las hembras lactantes en libertad se encuentran al límite de sus capacidades y que todo intento de extraer más recursos por parte de la cría disminuirían las posibilidades inmediatas de supervivencia de las madres, lo que repercutiría negativamente en las crías, que no pueden sobrevivir si quedan huérfanas. En los grupos en cautividad sin embargo el conflicto no surge hasta la época de apareamiento. Puesto que durante la época de apareamiento una alta frecuencia de amamantamiento inhibe la reproducción materna, se ha argumentado que el conflicto surge en este momento porque la madre intenta disminuir la frecuencia de amamantamiento para poder reproducirse, mientras que las crías intentan evitarlo. Sin embargo, un estudio detallado en macacos rhesus en cautividad ha demostrado que, en contra de las predicciones de la teoría, el conflicto comportamental no estaba asociado a cambios en los patrones de amamantamiento, y que las madres que no se quedaron preñadas de nuevo no tenían crías que pedían mamar más a menudo (Gomendio, 1991). Por el contrario, las madres que no se reprodujeron tenían tasas de amamantamiento más elevadas porque rechazaban menos intentos de mamar por parte de sus crías, lo que sugiere que las crías no estaban manipulando a sus madres en contra de sus intereses, sino que las madres eran las que tomaban la decisión de retrasar el nacimiento de la siguiente cría. Este retraso probablemente redundaba en beneficio de madre y cría, pues las madres que no se reprodujeron de nuevo estaban en mala condición física y sus crías estaban retrasadas en su desarrollo. El conflicto comportamental durante la época de apareamiento no parece, pues, ajustarse a las predicciones de la teoría de Trivers, y probablemente

está relacionado con el cambio brusco que experimentan todas las relaciones inter-individuales durante la época de apareamiento.

En un estudio detallado de periquitos (*Melopsiltacus undulatus*) (Stamps *et al.*, 1985) se demostró que las crías podían manipular la cantidad de alimento que recibían a base de incrementar el número de llamadas de petición de comida. Este estudio reveló interesantes diferencias en el comportamiento de machos y hembras. Los machos respondían a la frecuencia de llamadas de petición, de forma que aumentaban su aporte al nido cuando las llamadas eran frecuentes y alimentaban preferentemente a los pollos que emitían más vocalizaciones. El éxito de la estrategia era rápidamente percibido por los pollos, quienes en pocas horas aumentaban de forma muy marcada sus llamadas de petición. Las hembras, por el contrario, no eran manipuladas por el comportamiento de los pollos y alimentaban preferentemente a los pollos más pequeños, independientemente del número de llamadas que realizaran. Se interpreta que la estrategia de las hembras ha evolucionado para contrarrestar el comportamiento egoísta de las crías. De acuerdo con las predicciones de la teoría, esta contraestrategia no está exenta de costos, pues las hembras han de dedicar tiempo a distinguir cuáles son las crías más pequeñas, con lo cual la velocidad a la que alimentan a los pollos es mucho menor que la de los machos. En este estudio se demostró, pues, que las crías podían manipular los niveles de inversión paternos, pero no se pudo demostrar que esto tuviera repercusiones para el éxito reproductivo de las crías ni para la reproducción futura de los progenitores. El apoyo que provee a la teoría es, por lo tanto, parcial.

La utilidad de la teoría de conflicto paterno-filial depende en gran medida de la capacidad de derivar predicciones que se puedan comprobar o refutar de forma realista. Hoy por hoy es uno de los mejores ejemplos en el campo del comportamiento animal de cómo los modelos matemáticos pueden desarrollarse en un vacío empírico que les lleva a divergir peligrosamente de la realidad.

Trivers también sugirió que podía haber conflicto entre progenitores y crías sobre el sexo de éstas. Esta idea ha recibido un mejor apoyo de estudios empíricos, en particular de estudios sobre insectos sociales. En sociedades haplo-diploides, los obreros están más estrechamente relacionados con sus hermanas (GP = 0,75) que con sus hermanos (GP = 0,25), por lo que deberían de valorar a las primeras más (Trivers y Hare, 1976). Por esta razón a los obreros les interesaría una proporción de 3 hembras por cada macho en la colonia. La reina está igualmente relacionada con todas sus crías, por lo que favorecería una proporción de 1:1. La predicción más inmediata sería, pues, que los himenópteros sociales deberían de tener una mayor proporción de hembras que los himenópteros no sociales, pues mientras que en estos últimos es la madre quien distribuye los niveles de inversión, en los sociales los obreros pueden conseguir sesgar

la proporción en favor de una mayor producción de hembras. La evidencia de la que se dispone parece confirmar esta predicción. Sin embargo, esta evidencia no prueba necesariamente que la teoría sea correcta, pues, como han sugerido Alexander y Sherman (1977), la competición local por pareja puede conducir también a una mayor proporción de hembras.

17.5. Conflicto entre hermanos

O'Connor (1978) fue el primero en sugerir que la reducción en el número de pollos podría ser el resultado de conflictos de intereses entre progenitores y crías. Puesto que el progenitor está igualmente relacionado con todas sus crías (CP = 1/2), sólo dejará morir a una de las crías si con esto mejora la supervivencia del resto de las crías hasta el punto de conseguir aumentar el número total de crías que sobreviven. Sin embargo, cada cría se valorará a sí misma (CP = 1) más que a sus hermanos (CP = 1/2 ó 1/4), con lo cual estará más predispuesta que el progenitor a sacrificar a alguno de sus hermanos cuando las condiciones empeoran. Es posible, pues, que en algunos casos las crías maten a sus hermanos en contra de los intereses de los progenitores. Esta hipótesis propone que en las especies donde se producen muchas crías a la vez los intereses de padres y crías serán más parecidos que cuando el número de crías es pequeño. Por lo tanto, cuando el número de pollos es de dos, los intereses de crías y progenitores divergen y se esperaría que las crías sacrificaran más a menudo a sus hermanos que cuando el número de pollos es mayor. En numerosas especies de aves donde la madre pone sólo dos huevos se ha observado fratricidio. En algunos casos el fratricidio es obligado, es decir ocurre siempre, y en otros casos es facultativo, es decir, sólo se da en algunos casos, como cuando la comida escasea. A esta última categoría pertenece el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*), especie que pone dos huevos asincrónicamente, de forma que los huevos eclosionan con cuatro días de diferencia. En un estudio experimental en el que se redujo la cantidad de comida a base de poner cinta adhesiva en el cuello de los pollos para que no pudiesen tragar (Drummond y García, 1989), se observó que el pollo de más edad sólo mataba al pollo más joven a base de picotazos cuando su propio peso corporal se encontraba por debajo del 25% del peso normal (fig. 8). Estos datos efectivamente demuestran la existencia de conflicto comportamental entre hermanos que llegan a tener consecuencias fatales, pero no está claro que reflejen también conflictos de interés entre los progenitores y las crías que matan a sus hermanos. El hecho de que los progenitores no interfieren en las peleas y de que son los progenitores (a través de la incubación temprana de los huevos) los que crean la disparidad en tamaño entre los pollos que hace posible que el mayor mate al más pequeño, sugieren que el fratricidio quizás también favorezca a los padres.

Las avispas parásitas ponen sus huevos en el cuerpo de otros insectos, que luego son devorados por las larvas a medida que éstas se desarrollan. Las especies poliembriónicas, como *Copidosoma floridanum*, ponen huevos que se dividen asexualmente y dan lugar a hermanos genéticamente idénticos (clones), y por lo tanto del mismo sexo. Estas especies poseen un sistema genético haplodiploide, de forma que las hembras se desarrollan a partir de huevos fertilizados y los machos a partir de huevos no fertilizados. Las hembras pueden poner un sólo huevo, que se divide para dar lugar a unas 1.500 larvas idénticas, o pueden poner dos huevos en un mismo hospedador, en cuyo caso uno es siempre un macho y otro una hembra, cada uno de los cuales da lugar un clon de hermanos idénticos. Los hermanos de distinto sexo se aparean entre sí cuando alcanzan la fase reproductiva. Estas avispas producen dos tipos de larvas: las normales y otras que se desarrollan más rápidamente, tienen enormes mandíbulas y se mueren prematuramente antes de pupar. Hasta hace poco se pensaba que estas larvas precoces defendían a sus hermanos de los predadores y de otros parásitos, y por lo tanto que eran individuos «altruistas». Sin embargo, un estudio reciente sugiere que estas larvas tienen poco de altruistas y juegan un papel importante en relación a conflictos de intereses entre hermanos de distinto sexo (Grbic *et al.*, 1992). Los machos y las hembras son idénticos genéticamente a los hermanos de su mismo sexo (GP = 1) (clones), pero los machos tienen un coeficiente de parentesco con sus hermanas de 1/2, mientras que las hembras tienen un coeficiente de parentesco con sus hermanos de 1/4. Además de estar más distantemente relacionadas con sus hermanos, las hembras se ven más afectadas por el número total de hermanos (de ambos sexos), porque cuando hay muchos hay menos alimento para cada uno. Estas condiciones de competición alimenticia afectan al crecimiento de las hembras más que al de los machos, y las hembras que crecen más despacio alcanzan un tamaño adulto menor y ven su fecundidad marcadamente disminuida. Como se ha mencionado antes, las hembras se aparean con sus hermanos, pero puesto que un macho puede aparearse con varias hembras, una disminución en el número de machos no afecta negativamente a las posibilidades reproductivas de sus hermanas y les reporta importantes beneficios en términos de competición alimenticia. Este conflicto de intereses entre hermanos y hermanas ha conducido al desarrollo de las larvas precoces, pues éstas son en realidad hembras que se desarrollan más deprisa y tienen el siniestro papel de matar a algunos de sus hermanos para de esta forma beneficiar al resto de sus hermanas, que son genéticamente idénticas a ellas.

17.6. Resumen

Este capítulo analiza la flexibilidad de los patrones de cuidado parental entre los individuos de una misma especie. Cuando los beneficios y

los costos derivados del cuidado parental varían sería de esperar que los progenitores fuesen capaces de responder flexiblemente de acuerdo a sus intereses reproductivos.

Los beneficios derivados del cuidado parental varían de acuerdo a factores tales como el grado de certeza sobre la relación de parentesco, el número de crías y la calidad de la pareja. En algunos casos la teoría evolutiva predice que los progenitores pueden llegar a sacrificar a alguna de sus propias crías, sin con esto aumenten su éxito reproductivo total. Puesto que el grado de inversión debería de estar relacionado con los costos que se derivan de ella, los animales jóvenes deberían invertir menos en sus crías si sufriesen mayores costos reproductivos que los animales de más edad. En especies en las que las tasas de mortandad aumentan entre los individuos viejos, las madres de mayor edad tienen menos posibilidades de vivir para reproducirse de nuevo, por lo que deberían invertir más en las crías presentes. Siguiendo la misma lógica se ha predicho que los progenitores deberían de proveer menos cuidado a sus crías cuando la escasez de recursos aumenta los costos derivados del cuidado parental. Finalmente, puesto que para los machos el mayor costo derivado del cuidado de las crías es la pérdida de oportunidades para aparearse con otras hembras, los machos deberían invertir menos en las crías cuando esto resulte en una disminución de sus posibilidades de aparearse de nuevo.

En algunos casos los beneficios y costos derivados del cuidado parental son distintos para las crías macho y hembra. La evidencia apunta a que en estos casos las madres no sólo tratan de forma diferente a las crías de uno u otro sexo, si no que pueden incluso variar la proporción de crías macho y hembra que producen.

La teoría del conflicto paterno-filial propone que progenitores y crías tienen un conflicto de intereses a nivel genético que hace que las crías intenten obtener mayores niveles de cuidado parental de lo que a los progenitores les interesa proveer. Una extensión de esta teoría propone que los conflictos genéticos entre hermanos pueden llegar a conducir a la muerte de alguna de las crías, en contra de los intereses de los progenitores.

Parte IV

ETOLOGÍA APLICADA

Capítulo 18

Etología aplicada a la producción animal

MARCELO H. CASSINI Y GABRIELA HERMITTE

La etología aplicada aparece como una nueva disciplina científica hace tres décadas. En 1962 Hafez editó el primer libro que trata exclusivamente sobre el comportamiento de los animales domésticos. A partir de ese momento ha existido un interés creciente en la aplicación de las ciencias del comportamiento a la producción animal. A lo largo de estos años, la etología aplicada ha realizado numerosos aportes a las más diversas áreas de la producción animal. Sus investigaciones incluyen desde estudios teóricos sobre animales domésticos hasta el desarrollo de técnicas para el mejoramiento del manejo en su definición más amplia. Hemos realizado un análisis de los trabajos aparecidos entre los años 1974 y 1990 (volúmenes 1 a 25) en la revista *Applied Animal Behaviour Science*, publicación periódica dedicada exclusivamente a la etología aplicada. La figura 18.1 presenta los resultados de números de publicaciones en función de las especies o grupo de especies. Como era previsible, el mayor número de estudios se realizaron sobre las especies domésticas de mayor interés para la producción, aunque están representadas una importante diversidad de otras especies domésticas y salvajes de interés económico. Tomando las cuatro especies más importantes: vacas, ovejas, cerdos y gallinas, se observan ciertas diferencias en los tipos de comportamiento que fueron más frecuentemente analizados (fig. 18.2). Las tendencias más significativas son: 1) las ovejas fueron el modelo más frecuentemente elegido para estudiar la relación materno-filial, 2) las respuestas de temor o vigilancia en las gallinas recibieron mayor atención que en los demás tipos de animales y 3) las vacas fueron estudiadas más frecuentemente en relación a su comportamiento alimentario.

Varias ciencias están dedicadas a estudiar el comportamiento animal con distintos enfoques: genética, ontogenia y fisiología del comportamiento, psicología animal y ecología comportamental. De acuerdo a la clasificación de los estudios del comportamiento animal propuesta por Tinbergen

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 469-491. 1994.

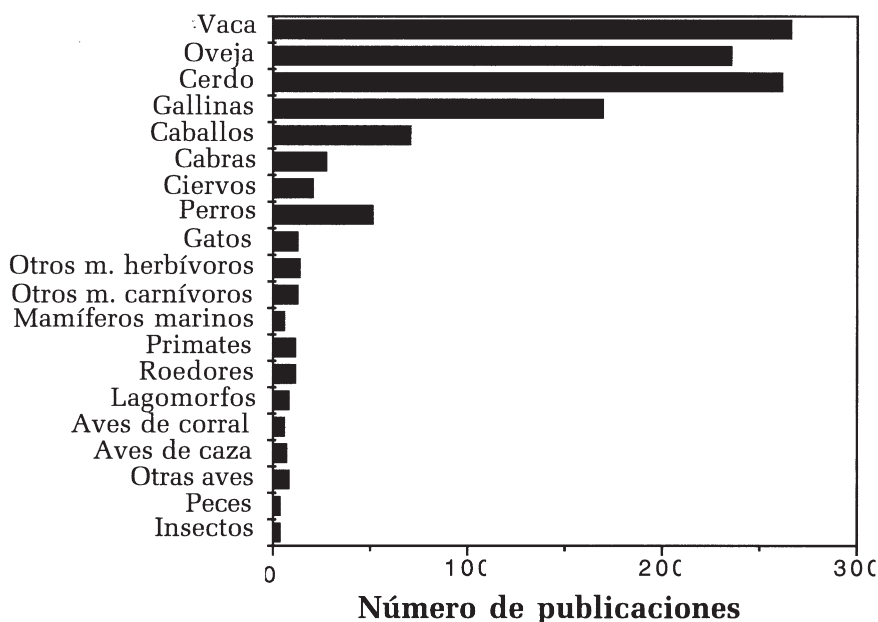


Figura 18.1.–Número de trabajos sobre distintas especies o grupos de especies publicados en la revista periódica *Applied Animal Behaviour Science* desde el año 1974 al año 1990 (volúmenes 1 al 25), de acuerdo al índice acumulativo publicado por la revista en el volumen 25, número 3/4.

(1963), las primeras cuatro disciplinas se encargan de estudiar las causas próximas de la conducta, es decir los factores y mecanismos inmediatos (en el orden de la duración de la vida del animal) responsables de la ocurrencia del comportamiento. La ecología comportamental, en cambio, analiza el valor adaptativo o de supervivencia de las conductas, es decir, como producto de un proceso de selección natural. Estas cinco ciencias han realizado variados aportes al conocimiento del comportamiento de los animales de producción. A lo largo de este capítulo iremos definiendo de manera más explícita los ámbitos de incumbencia de estas ciencias y destacando algunos de estos aportes más novedosos o menos conocidos a la producción animal.

18.1. La genética del comportamiento

La genética del comportamiento pretende establecer una correlación entre el genoma y el comportamiento. Uno de sus objetivos es identificar a nivel molecular genes únicos que afectan la expresión de un tipo de conducta, estudiando el efecto de las mutaciones sobre el desarrollo de conductas anormales. Un ejemplo de estos estudios con interés para la producción, es el análisis del síndrome de estrés porcino, que consiste en un desarre-

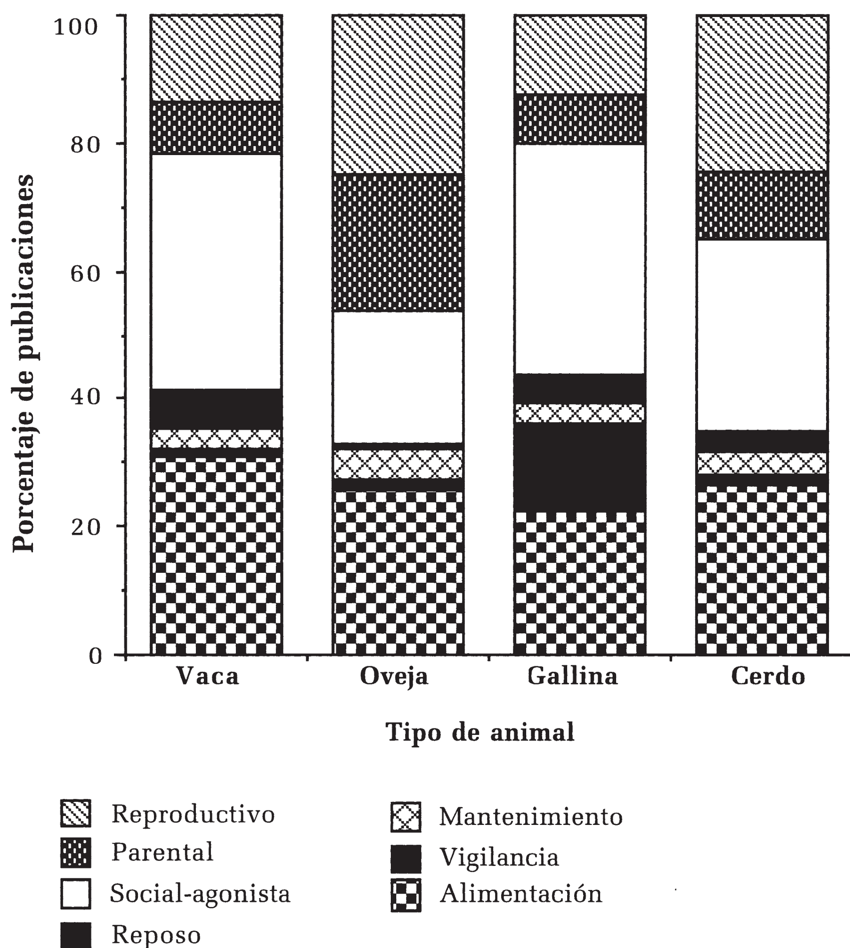


Figura 18.2.–Porcentaje de publicaciones sobre los cuatro tipos de animales más frecuentemente estudiados en función de los tipos de comportamientos analizados. Los trabajos corresponden a los publicados en la revista periódica *Applied Animal Behaviour Science* desde el volumen 1 al 25.

glo conductual y endocrino provocado por un locus autosómico recesivo (McGloughlin *et al.*, 1980). Una elevada frecuencia de este alelo en poblaciones de cerdos domésticos produce perdidas económicas considerables en la industria porcina, ya que los animales portadores producen carne de mala calidad. Los esfuerzos por hacer desaparecer estos genes han tenido un éxito limitado y varios etólogos han realizado estudios para identificar indicadores conductuales de las condiciones ambientales desencadenadoras del síndrome (Robert y Dallaire, 1986; Schaefer *et al.*, 1989).

Como muchas veces no es posible estudiar el efecto específico de un gen, los genetistas del comportamiento se limitan a observar la influencia

genética que la actividad coordinada de varios genes tiene sobre un tipo de conducta. Esta influencia genética múltiple puede estudiarse observando las diferencias que especies o razas emparentadas presentan en un mismo tipo de conducta. Grassia (1978) propuso una técnica para estudiar diferencias genéticas en la tendencia al gregarismo existentes entre diferentes razas de ovejas. Esta información puede ser utilizada tanto en el desarrollo de técnicas de manejo de rebaños como en la predicción de la forma de utilización de los potreros por el ganado ovino. Por su parte, Robert *et al.* (1987) estudiaron cuidadosamente el comportamiento de las formas doméstica y salvaje de *Sus scrofa*, es decir el jabalí europeo y el cerdo doméstico. La conclusión principal de este estudio fue que la selección por parte del hombre determinó una tendencia general en el cerdo doméstico hacia conductas que minimizan el gasto energético. Otro ejemplo es el estudio de Jeziersky *et al.* (1989), quienes compararon y encontraron diferencias genéticas significativas en el comportamiento homosexual en rodeos de toros de diferentes razas bovinas.

La selección artificial permite incrementar las frecuencias génicas de genes asociados a ciertas conductas específicas. La genética comportamental aplicada ha estudiado la heredabilidad de rasgos comportamentales beneficiosos para la producción animal y para otras actividades humanas. Se ha demostrado que existe una correlación entre la respuesta de temor a la presencia humana que evidencian los cerdos y sus rendimientos reproductivos (Hemsworth *et al.*, 1989). Y por ello es que se ha medido la heredabilidad de este carácter conductual, encontrándose que es moderada (Hemsworth *et al.*, 1990). Las razas de perros pastor se han seleccionado en base a la conducta de atención que prestan a las ovejas y a la posible presencia de depredadores. Coppinger *et al.* (1983) propusieron maximizar las ventajas de la utilización de estos perros como cuidadores de rebaños a partir de la selección artificial sistemática de los rasgos para una mayor atención y el ajuste de los sistemas de manejo.

Buscando mejorar una raza en un carácter dado, la selección artificial puede operar también sobre un carácter conductual, deseado o no. Mauldin *et al.* (1979) encontraron que las gallinas White Leghorn de líneas que habían sido seleccionadas para presentar mayor número de anticuerpos en respuesta a glóbulos rojos de la sangre de ovejas, mostraron menor respuesta de temor comparadas con gallinas que sufrieron la selección inversa. También, cuando se seleccionaron gallinas con peso corporal juvenil alto y bajo se encontró que las de mayor peso tuvieron una menor actividad de cortejo que las de menor peso (Blohowiak *et al.*, 1980).

La selección artificial de caracteres conductuales en las especies de valor económico puede aplicarse también a lograr mejores adaptaciones a los ambientes de producción pecuaria. Webster y Hurnik (1987) estudiaron la heredabilidad de la vocalización de piar en pollos tipo Leghorn,

dado que esta conducta es un rasgo que tiene relación con el bienestar de estas aves.

18.2. La ontogenia del comportamiento

La ontogenia del comportamiento intenta identificar los factores internos y externos que afectan al desarrollo normal del comportamiento durante las etapas tempranas de la vida de un animal. La expresión de un tipo de conducta en un momento dado puede ser consecuencia de la maduración de ciertas estructuras internas, como el sistema nervioso y el sistema endocrino. Pero, además, el desarrollo del comportamiento muchas veces requiere de las interacciones de la cría con factores extrínsecos como el contacto social. El ambiente social actúa de diferentes maneras sobre el desarrollo normal de la conducta de una cría, y ésta a su vez responde de distintas maneras al medio social.

El comportamiento de fetos de mamíferos fue estudiado, entre otros, por Fraser y colaboradores (e. g., Fraser *et al.*, 1975; Fraser, 1975; Fraser y Terhune, 1977). Por otra parte, diversos aspectos del comportamiento de los neonatos y sus relaciones con aplicaciones al manejo han sido analizados en diversas especies de mamíferos (en vacas, Kovalcik *et al.*, 1980; Lidfords y Jensen, 1988; en cerdos, Jeppesen, 1981; Welch y Baxter, 1986; Rohde y Gonyou, 1987; en ovejas, Arnold y Morgan. 1975; en ciervos, Kelly y Drew, 1975; en caballos, Campitelli *et al.*, 1982; en cabras, Lickliter y Heron, 1984, y en elefantes, Sharman y Krishnamurthy, 1984).

Las técnicas de manejo muchas veces someten a las crías a ambientes empobrecidos o las privan de contacto social, lo que altera su conducta posterior, afectando considerable y negativamente la productividad. Este fenómeno del estrés por aislamiento se ha estudiado en todas las especies de producción (v. g., en vacas, Beilharz y Zeeb, 1981; Broom, 1978; en cerdos, Hemsworth y Beilharz, 1979; en ovejas y cabras, Price y Thos, 1980; Parrot *et al.*, 1987; en caballos, Houpt y Hintz, 1982, y en gallinas; Falt, 1978). Son frecuentes los experimentos en los cuales se aíslan crías mientras que se mantienen grupos controles en diferentes ambientes sociales. En un experimento con estas características realizado en caballos se encontró que los animales que habían sido aislados fueron casi siempre subordinados en los órdenes de dominancia de los criados en grupos (Broom y Leaver, 1978). Por otra parte, corderos criados en cuatro tipos de ambientes sociales (con sus madres individualmente o en grupo, o artificialmente en forma individual o con otras crías) mostraron conductas fuertemente dependientes de estas condiciones (Zito *et al.*, 1977). También se han encontrado signos de insuficiencia en el comportamiento maternal de vacas que habían sido criadas en aislamiento (Broom y Leaver, 1978; Le Niendre, 1989). En las aves de corral, el aislamiento du-

rante ciertas etapas tempranas puede provocar comportamientos sexuales dirigidos hacia miembros de otra especie y aún hacia objetos (Kruijt, 1964; Vidal, 1980).

Estas evidencias indican que neonatos criados en ambientes anormales muchas veces exhiben comportamientos sociales y sexuales aberrantes o incompletos en la madurez, lo que puede acarrear un impacto negativo en la producción. Por lo tanto, los sistemas de manejo pecuario, como los que utilizan el destete temprano, deberían desarrollarse tomando en cuenta la influencia materna y de otros miembros del grupo sobre el desarrollo de la cría. En otro contexto, el estrés provocado por el aislamiento social o por otros estresores aplicados durante etapas tempranas de la vida ha sido deliberadamente utilizado para favorecer el incremento en la producción animal, lo que ha recibido fuertes críticas por parte de los defensores de los derechos y del bienestar de los animales. Por ejemplo, mediante estudios experimentales se demostró que aislar socialmente a neonatos incrementaba la producción lechera para el ganado Holstein. Los resultados del estudio apoyan la hipótesis de que el aislamiento tiene un efecto organizativo sobre la ontogenia del sistema hipotálamo-hipofisiario-adrenal, o SHHA (Creel, 1986; Levine *et al.*, 1967). Un efecto similar sobre el SHHA se obtuvo en animales neonatalmente estresados con estresores agudos. Por ejemplo, embriones de pollo de tres semanas sometidos a descargas eléctricas, sacudidas violentas o termogénesis durante el período crítico de desarrollo del SHHA, mostraron una menor mortalidad durante la embriogénesis, y en etapas posteriores presentaron una mayor tasa de crecimiento, un metabolismo más rápido, una producción más alta de huevos en épocas desfavorables y una maduración sexual precoz (Creel, 1986).

La impronta, que es un proceso de aprendizaje social mediante el cual los animales establecen los primeros lazos sociales (Hess, 1973), también ha recibido la atención por parte de los estudios aplicados de la ontogenia del comportamiento por varias razones. La primera es que muchas de las consecuencias del aislamiento social que hemos citado, como las conductas sexuales aberrantes, pueden ser explicadas como resultado de la impronta con modelos inapropiados. La segunda causa es que este mecanismo puede manipularse en forma directa para obtener beneficios, como ocurre con el uso de gallinas en los zoológicos para la cría de aves exóticas y con el manejo de la impronta de los corderos en aquellas explotaciones donde los humanos están normalmente presentes cuando nacen las crías. El tercer motivo son los efectos perjudiciales de la impronta para ciertos tipos especiales de explotación comercial de los animales, como es el caso de los criadores de animales salvajes que luego los liberan con el objeto de ser utilizados como presas de caza. Un caso típico es la crianza de perdices en Italia, en la que la impronta con el humano durante el cautiverio es una desventaja, ya que existe una alta tasa de

mortandad en el intervalo entre que son liberadas y que comienza la temporada de caza. Csermely *et al.* (1983) han estudiado este fenómeno conductual en las perdices y han propuesto un método para reducir los efectos perjudiciales de la impronta.

18.3. La fisiología del comportamiento

La fisiología del comportamiento ha contribuido tanto al entendimiento de los mecanismos inmediatos que generan la conducta como a la selección de los indicadores apropiados para evaluar el estado de salud de los animales domésticos. En la práctica veterinaria, frecuentemente se utilizan las conductas anormales como indicadores de enfermedades en los animales. Además, la etología veterinaria clínica es una nueva rama de las ciencias veterinarias que trata específicamente de los desórdenes de comportamiento, sobre todo en aquellos casos en los cuales las conductas anormales producen enfermedades o cuando el comportamiento aberrante puede ser considerado una enfermedad en sí mismo (Luescher *et al.*, 1989).

La fisiología comportamental de animales de producción se ha encargado de estudiar la relación que existe entre el comportamiento y diversos parámetros fisiológicos bajo diversas condiciones de manejo. Entre las variables fisiológicas más frecuentemente medidas se encuentran la frecuencia cardíaca (Stephens y Toner, 1975; Stephens y Rader, 1982; Syme y Elphick, 1982; Lyons y Price, 1987; McCann *et al.*, 1988), ciertos componentes sanguíneos (Fenwick y Green, 1986; Barnett *et al.*, 1982) y los corticoides plasmáticos (Barnett *et al.*, 1982; Cunningham *et al.*, 1987; Fenwick y Green, 1986). Los trabajos de Barnett y colaboradores sobre corticoides en los cerdos han mostrado cómo su concentración plasmática varía junto con las conductas de respuesta emocional y agresiva, dependiendo de las condiciones de alojamiento, del ambiente social y de la condición de preñez. Muchos de estos estudios tienen por objetivo último establecer medidas fisio-etológicas del estrés provocado por los sistemas de crianza. En esta dirección están orientados los estudios sobre la adaptabilidad, fenómeno importante para el bienestar de los animales mantenidos en confinamiento y, por consiguiente, relevante para la producción animal. Se han realizado esfuerzos para encontrar métodos basados en índices conductuales con el objeto de medir la adaptabilidad. A continuación se enumeran algunos resultados relacionados con estos estudios: 1) el uso del sueño como un estimador del grado de adaptación de un animal a su ambiente (Ruckbush, 1975), 2) la propuesta de reproducir las características de los ambientes naturales en los confinamientos artificiales (Tennessen, 1989, 22:139), 3) el uso de los ritmos circadianos para medir la adaptación de las vacas (Veissier *et al.*, 1988) y 4) la medición de la tolerancia de peces de criadero a temperaturas elevadas (Hocutt *et al.*, 1982).

En la producción de caballos de carreras es bien conocida la existencia de potrillos altamente reactivos o «nerviosos» que presentan dificultades en el entrenamiento, y por lo tanto producen inconvenientes para la cría equina. Pese a esto, pocas veces se ha cuantificado la expresión conductual, fisiológica y psicológica de este fenómeno. Heird *et al.* (1981) han encontrado una correlación negativa entre este estado emocional de los caballos y el número de ensayos necesarios para aprender una tarea en un experimento de aprendizaje. Por su parte, McCann *et al.* (1987) encontraron que aquellos animales considerados nerviosos por expertos cuidadores de caballos se mantenían más tiempo de pie y a una menor distancia de otros animales y tenían mayores frecuencias cardíacas.

La fisiología del comportamiento reproductivo ha recibido una especial atención por su importancia directa sobre la productividad. Se ha encontrado que ciertos parámetros del comportamiento reproductivo son buenos indicadores de la fertilidad individual y grupal. Como ejemplos, el nivel de actividad de apareamiento de los machos es un buen índice del número de hembras fértiles en rodeos de ovejas (Fowler y Langford, 1976) y la frecuencia de acercamientos nasogenitales de machos a hembras de cerdos es directamente proporcional a la tasa de preñez (Hemsworth *et al.*, 1978).

También se ha intentado utilizar la conducta reproductiva de los machos para detectar hembras en estro que luego puedan ser utilizadas para inseminación artificial o cualquier forma de manejo relacionada con la fertilización. En observaciones del comportamiento social de un rodeo de ganado bovino, French *et al.* (1989) encontraron que los toros iniciaban más interacciones con vacas en proestro de lo que lo hacían las vacas, y que utilizaban señales olfato-gustativas para predecir la entrada en estro de las hembras con varios días de anticipación.

Otro aspecto de la fisiología del comportamiento reproductivo que ha sido intensamente investigado es el del efecto de las hormonas sexuales sobre la conducta sexual y sobre la agresividad. Se ha estudiado en 1) caballos (Fretz, 1977; Beaver y Amoss, 1982), 2) ovejas (Fulkerson *et al.*, 1981; Signoret *et al.*, 1982), 3) vacas (Glencross *et al.*, 1981; Adeyemo y Heath, 1982; Hemsworth *et al.*, 1987) y 4) cerdos (Dantzer y Mormede, 1983).

18.4. La psicología animal

Algunos de los fenómenos psicológicos estudiados en animales de producción son: 1) la cognición (Duncan y Petherik, 1989; Wiepkema, 1989), 2) la memoria (Bailey *et al.*, 1989), 3) la motivación (Dellmeier, 1988), 4) las aversiones y las preferencias gustativas (Provenza y Balph, 1987), 5) el aprendizaje asociativo y el condicionamiento (Lawrence e Illins,

1989; Heird *et al.*, 1986) y 6) la habituación (Jones y Faure, 1981). Las aplicaciones de los conocimientos del área de la psicología animal son muy variados. Especialmente los principios del aprendizaje animal que los psicólogos experimentales han estudiado durante décadas han comenzado a ser utilizados en forma sistemática para el manejo de animales domésticos. Muchas de las técnicas implementadas durante la manipulación del ganado representan tratamientos aversivos que generan asociaciones negativas. Es el caso de muchos de los dispositivos usualmente empleados para inmovilizar animales en el campo, los cuales generan respuestas de evitación que entorpecen el trabajo del técnico (Grandin, 1980). Rushen (1986) analizó el grado de aversión por parte de las ovejas a diferentes métodos manipulativos utilizados comúnmente durante la esquila, realizando pruebas de elección en laberintos en Y. Hutson (1982) probó la posibilidad de revertir este tipo aversiones a través de técnicas de condicionamiento operativo con refuerzos alimentarios. Por su parte, Willis y Mein (1982) demostraron que pueden utilizarse técnicas de condicionamiento clásico para modificar el reflejo de liberación de leche en vacas. También trabajando con vacas lecheras, Kiley-Worthington y Savage (1978) describieron un método a partir del cual las vacas son entrenadas a moverse al tambo como respuesta al sonido de una alarma.

Existen numerosos estudios sobre las estrategias de uso del espacio por ungulados y ya se han desarrollado modelos cuantitativos que describen los patrones de uso del ambiente con cierto éxito (ver más adelante la sección ecología del comportamiento). Sin embargo, es notablemente escasa la información que se dispone sobre las capacidades de memoria espacial de estos animales. Bailey *et al.* (1989) realizaron experimentos colocando vacas en un laberinto en paralelo y encontraron que eran capaces de recordar no sólo el lugar en el que se habían alimentado en sesiones anteriores, sino la cantidad de alimento que habían ingerido.

El conocimiento de los mecanismos de memoria en los animales de producción también es relevante para el manejo. Por ejemplo, se ha observado que el aprendizaje de nuevos sistemas de manejo se ve entorpecido cuando los animales han tenido experiencia previa con otro tipo de sistema de manejo (Hutson, 1980). Este efecto perjudicial de aprendizajes previos sobre el desempeño en nuevas actividades aparece también cuando se implementa la técnica del pastoreo rotativo, que es un sistema de explotación que ha mejorado considerablemente la producción ganadera. Esencialmente, consiste en la subdivisión del campo en potreros y en la rotación de los animales de forma tal de optimizar el aprovechamiento de los pastos. En este tipo de sistema de pastoreo el aprendizaje de las características de un potrero puede afectar negativamente al aprovechamiento de un nuevo potrero (Arnold y Maller, 1977; Razmi, 1978). Un experimento de campo en el que un grupo de ovejas fue mantenido con abundancia de alfalfa y que luego fue trasladado a otro con baja proporción de ésta

mostró que las ovejas pastorearon ineficientemente, gastando tiempo y energía en la búsqueda del forraje preferido (Gluesing y Baiph, 1980). Los autores de este trabajo propusieron un método de manejo para facilitar el aprendizaje de las nuevas condiciones de un potrero que consistía en confinar a los animales en una pequeña parcela con el mismo pasto que el potrero antes de permitirles el acceso al mismo.

Otro fenómeno estudiado por la psicología animal aplicada a la producción es el de la «mansedumbre» hacia el hombre, ya que es una característica comportamental que se puede utilizar para facilitar el manejo. Tiene componentes genéticos, pero también es producto del aprendizaje (Price, 1984). La mansedumbre puede adquirirse por diferentes mecanismos cognitivos, como la habituación, el condicionamiento asociativo positivo, la impronta o el aprendizaje por imitación (Price, 1984). En el primer mecanismo, el animal se amansa porque recibe repetidamente un estímulo contextual neutro; en el segundo caso, el animal asocia la presencia del hombre con algún refuerzo positivo que éste le provee, como puede ser alimento o sombra. También la imitación de la respuesta de otros coespecíficos puede funcionar como un mecanismo de amansamiento.

Durante mucho tiempo se han utilizado cebos envenenados para combatir plagas, tanto de la actividad agrícola como de la producción animal. Estos métodos muchas veces fracasan porque las especies plaga son capaces de aprender la asociación entre el estímulo incondicionado aversivo (i. e., el malestar producido por el veneno) y alguna característica del cebo que funciona como estímulo condicionado (color, forma, sabor, ubicación). La etología aplicada ha comenzado a estudiar sistemáticamente la efectividad de estos métodos, a dilucidar los mecanismos psicológicos involucrados y a proponer nuevos métodos. Estos mecanismos conductuales se han estudiado en aves (Dimmick y Nicolaus, 1990; Greig-Smith, 1985), roedores (Rennison y Dubock, 1978; Fenn *et al.*, 1987) y mamíferos carnívoros (Gustavsonn *et al.*, 1982; Jelinsky *et al.*, 1983). Un buen ejemplo es el trabajo de Dimmick y Nicolaus (1990), quienes estudiaron la eficiencia del uso de técnicas de condicionamiento aversivo para reducir la depredación de huevos de aves de corral por parte de cuervos (*Corvus brachyrhynchos*). Estos autores utilizaron estímulos condicionados gustativos y visuales que consistieron en inocular huevos de gallina con sacarina y de teñirlos de color verde. Como estímulo incondicionado usaron 35 mg de Landrín, un veneno suave que fue mezclado con el contenido de los huevos. Trabajaron en 21 lugares independientes ubicados en los márgenes del río Mississippi, en Estados Unidos de Norteamérica, cada uno de los cuales era visitado regularmente por una pareja de cuervos. El experimento tuvo cuatro fases: 1) un pre-test con ocho nidos, cada uno con un huevo dulce y verde o un huevo común; 2) una fase de adquisición, en la que los 21 sitios fueron asignados aleatoriamente a los siguientes cuatro grupos: un grupo control, con el mismo tratamiento que en el pre-test;

un grupo 100% tratado, con todos los huevos verdes y dulces inoculados con Landrín, un grupo 50% tratado con ese porcentaje de huevos inoculados con veneno, y un cuarto grupo 12,5% tratado con un solo huevo de los ocho con veneno; 3) una fase de test, en la cual se replicaron las condiciones del pre-test, y 4) otro test, casi un año después del primero.

Los resultados del experimento fueron los siguientes. Los cuervos de los sitios control consumieron libremente los huevos con y sin adición de sabor y color. En los sitios 100% tratados, las aves evitaron los huevos dulces y verdes, pero siguieron consumiendo los comunes. En cambio, los cuervos tratados con un 50% de huevos envenenados abandonaron totalmente los sitios experimentales. Los cuervos 12,5% tratados presentaron una respuesta intermedia. En el segundo test al año siguiente, los cuervos volvieron a visitar los sitios experimentales, consumiendo entre el 91 y el 98% de los huevos disponibles en los lugares control, 12,5% y 100%, pero aquellos animales de los sitios con 50% de envenenamiento continuaron rechazando los huevos. En resumen, los cuervos presentaron una menor respuesta de evitación cuando había un 100% de huevos tratados que cuando este porcentaje era del 50%. Aunque los autores del trabajo no lo mencionan, este resultado podría ser interpretado en términos de un fenómeno largamente estudiado por los psicólogos experimentales, que es que el reforzamiento parcial produce una respuesta condicionada que tarda más en extinguirse que el reforzamiento total. Este estudio es relevante para el manejo de poblaciones de cuervos que predan sobre huevos de aves de corral, ya que el uso de venenos letales ha demostrado ser poco exitoso y sugiere que el programa más efectivo y eficiente para reducir el efecto de los cuervos debería incluir la colocación de un número adecuado, pero no necesariamente grande, de cebos con venenos que producen enfermedades.

18.5. La ecología del comportamiento

La ecología del comportamiento analiza la conducta desde del marco de la teoría adaptacionista; es decir, tiene como premisa que las conductas que se analizan han surgido como resultado de un proceso de selección natural, y que el proceso evolutivo tiende a ajustar el comportamiento a las condiciones ambientales. Si bien las comparaciones entre el comportamiento de animales domésticos y salvajes se encuentran en una etapa de desarrollo, en términos generales se puede considerar que los animales de producción conservan los procesos conductuales fundamentales que evolucionaron en sus antecesores debido a que los cambios que resultan de la domesticación son cuantitativos más que cualitativos (Price, 1984). La ecología del comportamiento ha sufrido un gran desarrollo en los últimos años (ver capítulos anteriores). Esta disciplina tiene una enorme impor-

tancia para la producción animal debido a su valor hedónico como herramienta de pensamiento para desarrollar estrategias de manejo que tomen en cuenta el comportamiento animal como una variable fundamental, aún cuando la domesticación hubiera alterado considerablemente una conducta.

Las conductas que estudia la ecología del comportamiento pueden agruparse en dos categorías interdependientes: el comportamiento social y el comportamiento de relación con el ambiente. En la primera categoría, el éxito reproductivo depende de la respuesta de los demás miembros de la población mientras que en la segunda está principalmente condicionado a las estrategias individuales de explotación de los recursos ambientales.

18.5.1. Comportamiento social

El manejo de los animales de producción altera significativamente su ambiente social. La modificación más frecuente es un incremento en la densidad poblacional respecto a lo que ocurriría en la naturaleza (Dawkins, 1980). Este incremento en la densidad aumenta dramáticamente las condiciones para la competencia intra-específica, aunque sus efectos son amortiguados por el aporte humano de aquellos recursos por los que los animales compiten normalmente en condiciones naturales, como alimento o pareja. Sin embargo, no siempre se puede evitar que la modificación de las condiciones necesarias para el desarrollo de una estructura y una dinámica sociales normales provoque conflictos que atentan contra el bienestar de los animales y la producción. Desde sus comienzos, la etología aplicada ha investigado la sociabilidad de los animales domésticos en un intento por proponer técnicas de manejo que se ajusten al comportamiento social (p. ej., Syme y Syme, 1979).

Cuando los animales de producción que establecen relaciones de dominancia son trasladados frecuentemente de un grupo a otro, después de cada cambio gastan energía en las interacciones sociales agresivas y en el restablecimiento de las jerarquías y, por lo tanto, este manejo puede generar pérdidas de producción (Syme y Syme, 1979). Por ejemplo, se ha observado que muchas de las formas frecuentes de manejo de las vacas lecheras inducen cambios en la composición grupal y se ha medido la disminución que estas alteraciones producen sobre la producción de leche (Barton *et al.*, 1974; Carenze *et al.*, 1987).

En grupos compuestos por animales con excesivas diferencias en sus habilidades competitivas por algunos recursos, las relaciones de dominancia pueden provocar sustanciales pérdidas de peso en los animales subordinados. Tanto en estudios experimentales (en los que pares de vacas de distinta jerarquía eran colocados en un ámbito en el que tenían tiempo restringido de acceso al alimento) como en observaciones de campo, se obtuvo como resultado que los animales dominantes tuvieron mayor tiem-

po de acceso al alimento suplementario (Syme y Syme, 1979; Canland y Bloomquist, 1965). Pero también la formación de «stocks» demasiado homogéneos en el tamaño y peso de sus miembros puede incrementar la agresividad y la competencia como consecuencia de la dificultad en establecer las jerarquías de dominación (Bryant y Ewbank, 1972).

Los sociobiólogos teóricos consideran a la relación materno-filial como un conflicto entre la madre y la cría y al destete como el resultado de los «intereses» de la madre en términos de su inversión en crías futuras y de la cría en términos de su propia supervivencia (Trivers, 1974. Ver capítulo 16). Estas conductas de interacción entre hembras y sus crías han sido analizadas en los ungulados domésticos, ya que se ha detectado que la baja producción de crías por cierto tipo de hembras, por ejemplo las primerizas, es consecuencia de un cuidado maternal pobre y no de baja tasa de preñez o de malas condiciones corporales (v. g., Hewson y Verkaik, 1981).

Los conocimientos actuales sobre la ecología de la conducta social de las especies salvajes también han sido aplicados al manejo de especies que son plaga para la producción animal y vegetal (literatura recientemente revisada por Monagham y Wood-Gush, 1990). Un ejemplo es la original propuesta de Spanier (1980) de utilizar vocalizaciones de alarma para repeler la presencia de gaviotas nocturnas de las piletas de cultivo de peces comerciales.

18.5.2. Comportamiento individuo-ambiente: uso del espacio

Además de estudiar las interacciones sociales, la ecología comportamental investiga el valor adaptativo de las conductas involucradas en la relación entre el individuo y su medio ambiente. Las principales relaciones individuo-ambiente pueden clasificarse en: 1) localización de un lugar para vivir, que incluye los fenómenos de migración, uso del ambiente y ritmos diarios y estacionales de actividades; 2) comportamiento antipredatorio, y 3) comportamiento alimentario.

Los ambientes artificiales creados por la cría intensiva de ciertas especies muchas veces no permiten la expresión de las adaptaciones que esos animales presentan para la explotación de los recursos de sus ambientes originales. Tal es el caso de las gallinas ponedoras confinadas en cajas individuales y sometidas a distintos estresores para incrementar la producción de huevos. Sin embargo, en otras especies y en otras condiciones de manejo como la cría extensiva de rumiantes domésticos en grandes extensiones de terreno (como ocurre en países como Argentina o Australia), permiten la expresión de preferencias espaciales, de asignaciones diferenciales de tiempo a distintas actividades y de uso de una variedad de estrategias alimentarias. Todas estas conductas han sido profundamente analizadas

en términos de su valor de supervivencia en animales silvestres y la teoría que emerge de estos estudios es muy rica y puede ser extremadamente útil para mejorar la producción en este tipo de condiciones de manejo.

Los ritmos diarios de actividad y los patrones de uso del espacio de los ungulados domésticos se encuentran afectados críticamente por variables ambientales. La asignación de tiempo a las actividades de alimentación, desplazamiento, reposo e interacciones sociales ha sido varias veces estudiada en los rumiantes domésticos (como ejemplos en vacas, Marlow y Pogacnik, 1986; Tanner *et al.*, 1984; Shaw y Dodd, 1979; en ovejas y cabras, Squires, 1974; Lickliter, 1987, y en caballos, Skiff *et al.*, 1988). Existen estudios dedicados específicamente a medir los efectos de los factores ambientales sobre la asignación de tiempo a la actividad alimentaria de rumiantes domésticos, medida como tasa de ingesta (para una revisión, ver Allison, 1985). Esto es porque la tasa a la cual un animal que pastorea ingiere forraje es una variable central de los sistemas de pastoreo por ser considerada una medida de su nivel nutricional (Allison, 1985). En un esfuerzo por sintetizar este acúmulo de resultados en un modelo formal, Ungar y Noy-Meir (1988) desarrollaron modelos de optimización que toman la tasa de ingesta instantánea como variable dependiente y las variables ambientales, las características de la vegetación y la estructura social como variables independientes. Este tipo de modelos puede ayudar a explicar la variación considerable en la tasa de ingesta en relación a la disponibilidad de forraje descrito en la literatura.

Íntimamente ligados a los ritmos de actividad, se encuentran los patrones de uso del espacio, que también son regulados por variables ambientales. En la tabla 18.1 se encuentran clasificados por tipo de animal, actividad y variable ambiental analizada, algunos trabajos sobre selección ambiental en ungulados. La conclusión más evidente que surge del análisis de esta tabla es que la calidad y el tipo de vegetación cumplen un papel decisivo en la manera con que los ungulados usan el espacio. Sin embargo, bajo ciertas condiciones existen otros factores que influyen sobre la elección del área donde alimentarse: en zonas montañosas, la pendiente y la altitud pueden ser factores ambientales relevantes mientras que en zonas cálidas la distancia a la fuente de agua pasa a ser un factor importante. También pueden influir en la selección del ambiente ciertas actividades humanas no directamente ligadas al manejo de los animales. El uso de herbicidas, la distancia a carreteras, los incendios provocados para desmalezar, o las líneas de cercos han sido descritas como variables que afectan a esta conducta. Otro aspecto importante es que en aquellos estudios donde se discriminaron las actividades realizadas en las diferentes áreas del ambiente, frecuentemente se encontraron diferencias en las variables ambientales que influían sobre las distintas conductas. En términos generales, el pastoreo se ve afectado por la vegetación, mientras que el reposo parece estar relacionado a factores abióticos.

Tabla 18.1.–Selección del ambiente

Autores y año	*Animal*	*Actividad*	*Variable analizada*
Anderson y Kothman, 1980	Vaca	Desplazamiento	Vegetación
Barret, 1982	Vaca	General	Topografía-vegetación
Canon *et al.*, 1987	Ciervo	Pastoreo	Incencio
Cook, 1966	Vaca	General	Topografía
Duncan, 1983	Caballo	1. Pastoreo 2. Reposo y otras	1. Vegetación 2. Insector picadores
Edge *et al.*, 1988	Ciervo	Pastoreo	Vegetación
Ganskopp y Vaura, 1986	Caballo	General	Vegetación-agua
Gordon, 1989	Varios	General	Vegetación
Grover y Thompson, 1986	Ciervo	Pastoreo	Vegetación-cubierta-distancia a carreteras
Hall, 1988	Vaca	General	Vegetación
Hewson y Wilson, 1979	Oveja	General	Antiguas líneas cercos
Low *et al.*, 1981	Vaca	General	Vegetación-disturbios climáticos esporádicos
McDaniel y Tiedeman, 1981	Oveja	General	Pendiente-suelo desnudo
Miller, 1983	1. Caballo 2. Vaca	General	1-2. Vegetación-agua 1. Topografía
Pratt *et al.*, 1986	Vaca-pony	General	Vegetación-sombra
Rees y Hutson, 1983	Vaca	General	Vegetación
Roath y Krueger, 1982	Vaca	General	Vegetación-agua
Scifres *et al.*, 1983	Vaca	Pastoreo	Herbicida
Senft *et al.*, 1983	Vaca	Pastoro-reposo	Siete variables
Senft *et al.*, 1985a	Vaca	Reposo	Topografía
Senft *et al.*, 1985b	Vaca	Pastoreo	Vegetación-Agua
Shaw y Dodd, 1979	Vaca	Pastoreo	Herbicida
Simpson y Gray, 1983	Oveja-ciervo	General	Topografía
Skolvin *et al.*, 1983	Ciervo	General	Fertilizantes-incendios
Steuter y Wright, 1980	Ciervo	General	Cubierta de malezas
Tanner *et al.*, 1984	Vaca	1. Pastoreo 2. Reposo	1. Vegetación 2. No lugares con sombra
Tucker y Garner, 1983	Antílope	Reposo	Altura vegetación
Welch, 1984	1. Oveja 2. Vaca 3. Ciervo	General	1-2. Manejo de forraje 3. Migraciones anuales
Woodward y Ohmart, 1976	Burro	General	Vegetación-sombra

Una vez establecidas las variables relevantes en las preferencias espaciales del ganado se comenzaron a diseñar modelos formales del uso de las distintas áreas de un potrero por el ganado. Varios autores han tenido éxito al aplicar modelos basados en técnicas de regresión múltiple

que tienen en cuenta el efecto simultáneo de varias variables ambientales (Cook, 1966; Miller y Krueger, 1976; Senft *et al.*, 1983). Sin embargo, estos modelos tienen un nivel limitado de generalización. La «regla de igualación» es un modelo más general que dice que la preferencia por las distintas áreas de un ambiente es una función lineal de la abundancia relativa de las plantas preferidas en las comunidades. Esta ley fue descrita separadamente por varios autores: 1) por Senft (1987), quien la obtuvo a partir de sus resultados de la selección de comunidades vegetales por las vacas; 2) como derivación del modelo «de distribución libre ideal» de Fretwell (1972), y 3) por los psicólogos experimentales, para describir la distribución de respuestas de animales de laboratorio entre dos palancas o teclas alternativas con diferentes tasas de reforzamiento (Herrstein y Vaughan, 1980).

Si bien la aplicación de estos modelos matemáticos se encuentra todavía en una etapa de desarrollo principalmente teórica, las utilidades potenciales para el mejoramiento de las técnicas de manejo en cría extensiva son muchas y diversas. Entre ellas: 1) la predicción de los efectos de mejoras en un campo antes de ser implementadas; 2) la estimación de los recursos forrajeros reales; 3) la minimización del subpastoreo; 4) la estimación de la capacidad de carga de un campo que va a ser manejado, y 5) la predicción de los componentes de la dieta del ganado.

Un ejemplo de la aplicación a la producción ganadera de conocimientos sobre el uso del espacio de los rumiantes es el estudio realizado por Cassini y Hermitte (1992) sobre la relación entre los patrones de utilización del ambiente y el consumo de bloques de alimento balanceado. Los bloques de alimento balanceado que se distribuyen dentro de un potrero y que son lamidos y consumidos progresivamente por el ganado, son un forma de suplementación que tiene, entre otras ventajas, evitar el traslado de los animales y reducir el personal necesario para su utilización. Pero el éxito de esta herramienta depende de la probabilidad de detección y de consumo por parte de los animales. Entre los factores que afectan el consumo de estos suplementos está su ubicación dentro de un potrero. Los fabricantes de bloques han sugerido que el mejor lugar donde poner los bloques es cerca de las aguadas o en cualquier lugar en el que el ganado pase la mayor parte del tiempo por unidad de superficie. Este consejo se basa en el concepto intuitivo de que si los animales tienden a agruparse cerca de las aguadas por lo menos una vez por día, consumirán más de los bloques como consecuencia de la mayor probabilidad de encuentro. Muchos otros factores, además de éste, pueden afectar el consumo de bloques, y por lo tanto un estudio concienzudo del comportamiento del ganado podía ofrecer información valiosa para solucionar este problema.

Cassini y Hermitte (1992) realizaron un estudio cuyos objetivos fueron: 1) estudiar los patrones de distribución del ganado junto con los factores ambientales que los afectan; 2) determinar la ubicación de los bloques

de alimento que resultaban en la maximización del consumo, y 3) analizar si este consumo estaba asociado con los patrones de uso del espacio. El trabajo fue dividido en tres fases, cada una elaborada en función de los resultados de la anterior.

El objetivo de la primera fase fue analizar los factores ambientales que afectaban los patrones de distribución espacial por tres grupos relativamente pequeños de vacas (media = 7 animales) en tres potreros de 8,6 hectáreas en promedio. Las vacas permanecieron más tiempo en las zonas de sombra y alrededor de la aguada que en cualquier otra zona de las mismas dimensiones dentro del potrero y prefirieron las comunidades vegetales más ricas.

En la segunda fase se investigó la mejor distribución de los bloques de alimento suplementario, poniendo a prueba tres hipótesis: 1) el uso es al azar, 2) el uso está correlacionado con la presencia del ganado y 3) el uso está relacionado con la actividad que el ganado realiza en el área. Antes de la colocación de los bloques, los animales mostraron un patrón de distribución similar al obtenido en la fase anterior (fig. 18.3a, columnas de la izquierda). Sin embargo, el consumo de bloques fue significativamente mayor en la zona de pradera que en la aguada y en la zona de cubierta (fig. 18.3b). Estos resultados combinados apoyan la tercera hipótesis y sugiere que el mayor consumo observado en la zona de pradera estuvo asociado a la actividad de alimentación que realizaban los animales en esa área.

En la tercera fase del trabajo, se intentó replicar los resultados de la fase anterior en una escala mayor. Un campo de 3.100 hectáreas con 1.097 animales fue usado por cuatro meses. Se establecieron tres áreas determinadas en relación a la distancia a la aguada. Se obtuvo una tendencia

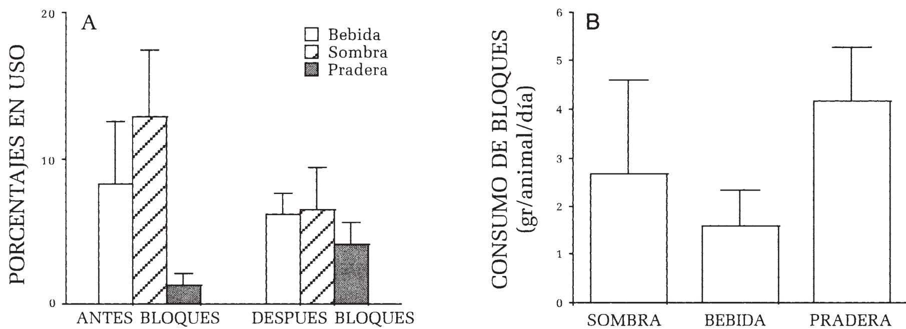


Figura 18.3.–Segunda parte del estudio sobre la relación entre los patrones de uso del ambiente y el consumo de bloque de alimento balanceado por el ganado (modificado de Cassini y Hermitte, 1992). A) Uso relativo de las tres áreas del potrero (aguada, sombra y pradera), expresado en el porcentaje de defecaciones contadas por transecta antes y después de la colocación de los bloques en el campo. B) Consumo medio de los bloques de alimento balanceado en los tres área.

en los resultados similar a la de las fases anteriores. Los bloques ubicados cerca de la aguada fueron siempre consumidos en promedio menor que los que se encontraban en áreas de alimentación cercanas.

Los resultados de este trabajo, tomados globalmente, sugieren que la ubicación de los bloques suplementarios al lado de la aguada no conlleva una óptima utilización y no debería ser recomendada.

Los estudios ecoetológicos sobre el uso del espacio también se han orientado a establecer los factores responsables de la selección de los lugares para construcción del nido por las aves. La importancia aplicada de estos estudios tiene dos aspectos diferentes: 1) reproducir condiciones apropiadas en cautiverio para incrementar la producción en aves de corral (v. g., Millam, 1987; Duncan *et al.*, 1978) y 2) combatir especies de aves que son plaga para los cultivos (v. g., Olson y Edge, 1985).

18.5.3. Comportamiento individuo-ambiente: elección de la dieta

Existe una gran cantidad de publicaciones en las que se describe la dieta de los rumiantes domésticos en diferentes lugares del mundo, en distintas épocas del año y bajo diferentes condiciones de manejo. Una conclusión que se extrae al analizar estos trabajos es que la dieta de los rumiantes es muy variada dependiendo de las condiciones ambientales, por lo que en cada lugar y en cada momento debe hacerse un estudio si se quiere conocer la composición dietaria.

También es abultada la cantidad de publicaciones en las que se describen los tipos de vegetales elegidos por el ganado de un conjunto de alternativas. La mayoría de estos estudios analiza la elección de la dieta en función de la disponibilidad o abundancia de los diferentes tipos de forraje. Este es un factor fundamental para poder discriminar si las proporciones de los diferentes tipos vegetales observada en la dieta de un herbívoro son iguales a las disponibilidades relativas de esos forrajes en el ambiente (es decir, no hay elección de dieta), o si se deben a una selección activa por parte de los animales. Sin embargo, la observación de una desviación de las proporciones observadas en las dietas de las esperadas por azar no dice nada acerca de cuál o cuáles son los factores relevantes para los animales en su elección de la dieta. En la tabla 18.2 se presentan ejemplos de estudios en los cuales se han obtenido correlaciones entre las preferencias por vegetales de los rumiantes y algunas características de la vegetación como contenido energético, de proteínas o de toxinas.

Sin embargo, el grado de generalización de muchos de estos resultados para predecir la dieta de los rumiantes bajo una cierta condición de manejo sigue siendo pobre. Una posible explicación es que se han enfatizado los trabajos descriptivos, mientras que son escasos tanto los estudios

Tabla 18.2.–Selección de la dieta

Autores y año	*Tipo de animal*	*Variable analizada**
Arnold, 1987	Oveja	Biomasa
Balph *et al.*, 1989	Vaca	Sombra
Bishop *et al.*, 1975	Oveja	Disponibilidad
Bryant y Farfan, 1984	Alpaca	Abundancia
Burrel, 1982	Ciervo	Abundancia
Canon *et al.*, 1987	Ciervo	Incencio
Carpenter *et al.*, 1979	Ciervo	Disponibilidad
Currie *et al.*, 1977	Vaca y ciervo	Disponibilidad
Durham y Kothmann, 1977	Vaca	Disponibilidad
Everitt *et al.*, 1981	Vaca	Disponibilidad
Fitzgerald *et al.*, 1986	Vaca	Incencio
Gesshe y Walton, 1981	Varios	Rendimiento y calidad
Gordon, 1989	Vaca, ciervo, cabra y caballo pony	Restricciones: tamaño de boca y anatomía y fisiología digestivas
Judkins *et al.*, 1985	Vaca	Suplementación
Kirby y Stuth, 1982	Vaca	Composición química
Leader-Williams *et al.*, 1981	Ciervo	Disponibilidad
Morgantini y Hudson, 1985	Ciervo	Caza
Pacheco *et al.*, 1983	Vaca	Composición química
Personius *et al.*, 1987	Ciervo	Toxina
Pfister y Malechek, 1986	Oveja y cabra	Disponibilidad
Pfister *et al.*, 1984	Vaca	Toxinas
Pinchak *et al.*, 1990	Vaca	Densidad de animales
Provenza y Malechek, 1984	Cabra	Composición química
Ralphs, 1987	Vaca	Toxinas
Ralphs *et al.*, 1987	Vaca	Disponibilidad
Shewmaker *et al.*, 1989	Oveja	Toxinas
Smith *et al.*, 1979	Ciervo	Disponibilidad y calidad
Taylor *et al.*, 1980	Vaca	Sistema de pastoreo
Tucker *et al.*, 1976	Ciervo	Composición química
Truscott y Currie, 1989	Vaca	Composición y morfología
Welch *et al.*, 1983	Ciervo	Toxina
Willms *et al.*, 1980	Vaca	Incencio y recorte

* El asterisco indica que las variables abundancia, disponibilidad, composición química, calidad, morfología, rendimiento, abundancia y biomasa se refieren a la vegetación.

analíticos sobre los mecanismos conductuales involucrados en la elección de los componentes de la dieta como los trabajos teóricos sobre las fuerzas selectivas que habrían actuado sobre la conducta de elección del alimento de los antecesores de los herbívoros domésticos. En esta parte del capítulo se propone una visión integrativa para analizar esta conducta utilizando conocimientos provenientes de las diferentes ciencias del comportamiento con la intención de producir modelos teóricos de la elec-

ción de la dieta en los rumiantes, que maximicen la capacidad predictiva y sean de utilidad para la producción animal.

Como ya se mencionó al comienzo de este capítulo y como se describe en el capítulo I, el comportamiento animal puede ser estudiado en dos niveles de análisis o explicación: a) un nivel próximo, en el cual se buscan respuestas acerca de las causas inmediatas que originan una conducta, incluyendo los mecanismos fisiológicos, psicológicos, ontogenéticos y genéticos, y b) un nivel último, en el cual se analiza la historia filogenética o el valor adaptativo de un rasgo conductual, ámbito de incumbencia de la ecología comportamental. En este nivel último de análisis se intenta identificar las presiones de selección responsables de la evolución de los caracteres estudiados. En el caso de la conducta alimentaria de los vertebrados herbívoros se han postulado tres fuerzas selectivas o metas alimentarias sobre las que estaría basada la elección de una determinada estrategia alimentaria (Stephens y Krebs, 1986): 1) maximización de la tasa de ingestión energética (o de la tasa de digestión) sujeta a restricciones nutricionales (entre otros, Pulliam, 1975; Stenseth, 1981; Belovsky, 1978; Westoby, 1984; Cochran, 1987), 2) selección de nutrientes complementarios (Owen-Smith y Novellie, 1982; Rapport, 1980) y 3) evitación de toxinas (Freeland y Janzen, 1974). Mientras que el uso del primer criterio permite analizar el comportamiento alimentario de los herbívoros utilizando modelos análogos a los que clásicamente se usan en teoría de forrajeo óptimo (ver capítulo 8), las otras dos posiciones se han considerado como alternativas a esta postura. Se han desarrollado modelos de optimización basados en la premisa de la maximización de la tasa para explicar la elección de dieta en los herbívoros que incluyen diversas formulaciones matemáticas: modelos de programación lineal, modelos de abundancia de alimento relativos al contenido energético neto y modificaciones de modelos estándar de contingencia (Belovsky, 1984).

Entre las tres hipótesis de nivel último de explicación de las estrategias alimentarias de los herbívoros existe un gradiente de exigencia en la sofisticación en las habilidades de los animales para reconocer la calidad nutricional de los tipos de alimentos potenciales de su ambiente (dicho en términos de los niveles de análisis del comportamiento, las tres hipótesis requieren de diferentes mecanismos fisiológicos y conductuales). La hipótesis del balance de la dieta es la que asume mayores habilidades discriminativas, ya que supone que los herbívoros consumen plantas que poseen nutrientes complementarios, mientras que la primera hipótesis es la que requiere menos exigencias a nivel de mecanismos de detección y discriminación.

A continuación se enumeran las evidencias sobre los mecanismos conductuales de elección de los componentes de la dieta de los rumiantes. Se ha postulado la existencia de reacciones innatas para evitar sustancias tóxicas de los vegetales en los herbívoros, como por ejemplo componentes

de sabor amargo como alcaloides o glicósidos cardíacos (García y Hankins, 1975; Chapman y Blaney, 1979). En cambio, se ha demostrado que son muy pocos los nutrientes esenciales que pueden ser reconocidos por los animales en forma directa; sólo la sal y el agua (y posiblemente el azúcar) son componentes de la dieta para los cuales se pueden detectar deficiencias en los tejidos corporales y seleccionar nuevas dietas para compensarlas (Rozin y Kalat, 1971). Hirsh (1973) y Hirsch y Collier (1974a, 1974b) utilizaron cobayos *Cavia porcellus* como modelo biológico para estudiar los patrones alimentarios de los herbívoros y realizaron experimentos en los que analizaron los determinantes fisiológicos de la conducta alimentaria en condiciones de libre acceso al alimento. Estos autores sugieren que los herbívoros deben encontrar dificultades en la integración de información sobre las consecuencias metabólicas de un alimento en particular, porque la presencia de un ciego en el caso de los herbívoros monogástricos o de un estómago rumiante, disocia la ingesta de las consecuencias posingestivas. En relación a las capacidades de aprendizaje de los rumiantes domésticos, actualmente existen suficientes evidencias que vacas, ovejas y cabras pueden formar aversiones por sabores; es decir, pueden aprender a rechazar un alimento cuando estuvo asociado a la presencia de una toxina. Sin embargo, esta capacidad parece estar limitada y los rumiantes no aprenden cuando el efecto de la toxina está demorado en relación a la ingestión del alimento, o cuando las concentraciones de toxinas a discriminar son similares (Zahorik y Houpt, 1977, 1981; Olsen y Ralphs, 1986; Thorhalisdottir *et al.*, 1987; Burritt y Provenza, 1987). Tampoco se han encontrado adecuadas evidencias de que los herbívoros sean capaces de aprender a asociar estímulos condicionados del alimento como sabores u olores con consecuencias nutricionales benéficas (Provenza y Balph, 1987; Stephens y Krebs, 1986). Zahorik y Houpt (1977, 1981) han señalado que existen dificultades teóricas para la aplicación del aprendizaje de evitación, o de preferencias, a los herbívoros rumiantes pastoreando en el campo. Primero, los alimentos no son entidades discretas como en las ratas, que son los mamíferos más frecuentemente utilizados en este tipo de estudios de aprendizaje. Segundo, las comidas raramente contienen un sólo tipo de alimento. Tercero, las consecuencias adversas de comer un alimento inadecuado generalmente aparecen después de un largo período. Finalmente, muchas plantas tienen sustancias, como los taninos, con consecuencias adversas, pero al mismo tiempo contienen un componente esencial para la dieta del herbívoro.

Estas evidencias empíricas y teóricas sugieren que los mamíferos herbívoros utilizarían reglas simples más que sofisticados mecanismos de elección de nutrientes. Estas reglas simples, por ejemplo «consumir hojas jóvenes y descartar hojas maduras», les permitirían incrementar considerablemente la calidad energética y nutricional de su dieta (las hojas jóvenes tienen mayor la relación proteína/fibra respecto a las más viejas) (Zahorik y Houpt, 1981).

18.6. Conclusiones y perspectivas de la etología aplicada

Durante sus primeros años, la etología aplicada fue una disciplina fundamentalmente descriptiva que adoptó como marco teórico principal el de la etología clásica de la escuela europea. Este enfoque del estudio de la conducta de los animales de producción determinó que sus principales logros se dieran en el área de la fisiología del comportamiento y en la descripción detallada de pautas comportamentales. Un ejemplo de esta aproximación a la etología aplicada es la primera edición del libro de Fraser (1974): *Comportamiento de los animales de granja* (*Behaviour of farm animals*).

En los últimos años, los etólogos teóricos, particularmente sociobiólogos y ecólogos del comportamiento, han desarrollado una nueva interpretación del por qué del comportamiento animal, y actualmente existe un riquísimo y riguroso conjunto de teorías que pueden explicar la función de muchos patrones de conducta (ver capítulos anteriores). La relevancia de este marco teórico para el desarrollo de estrategias de manejo ha comenzado a ser comprendida por los estudiosos del comportamiento de los animales de producción (v. g., el libro de Monagham y Wood-Gush, 1990). Dentro de este marco, un aspecto específico que vale la pena resaltar es la potencialidad del uso de modelos matemáticos en el desarrollo de estrategias de explotación de rumiantes domésticos en condiciones de cría extensiva. En el capítulo 8 se destaca la importancia de los modelos de optimización como herramientas de pensamiento en ecología del comportamiento. La capacidad predictiva de estos modelos puede aplicarse para incrementar el rendimiento de los pastos y mejorar la nutrición de los animales.

De lo expuesto en este capítulo se desprende que la etología aplicada es una disciplina que se nutre de conocimientos provenientes de varias ciencias y que ha hecho aportes a las más diversas áreas del manejo y del bienestar de los animales de producción. Hasta el surgimiento de esta disciplina, las ciencias veterinarias habían manejado a los animales con métodos que en general parecerían prestar poca atención al comportamiento de los animales. El principal desafío para la etología aplicada está en introducir una nueva visión de los sistemas de producción animal consistente en adaptar las técnicas de manejo a los patrones de comportamiento de los animales y no ignorarlos como ocurrió típicamente en el pasado.

Finalmente, la descripción de la conducta de elección de la dieta por los rumiantes domésticos realizada al final del capítulo tuvo la intención la ilustrar la riqueza de la aproximación integral a los fenómenos conductuales. Dentro de las diversas disciplinas que estudian el comportamiento animal, el ámbito de la etología aplicada puede convertirse en el

más fecundo para el desarrollo de esta visión integrativa, principalmente porque no es una ciencia atada a una teoría, sino una disciplina preocupada por una solución científica de problemas prácticos.

18.7. Resumen

La Etología Aplicada investiga aspectos genéticos, ontogenéticos, fisiológicos, psicológicos y ecológicos de un amplio rango de comportamientos de los animales de producción y silvestres. Los conocimientos generados de estas investigaciones se han venido utilizando cada vez con más frecuencia para la mejora de las estrategias de manejo de los animales y para el desarrollo de nuevas técnicas de producción.

Capítulo 19

El bienestar animal. Una evaluación científica del sufrimiento animal

CONCHA MATEOS MONTERO

19.1. Introducción

Existe en la actualidad una gran confusión en torno a algunos términos y conceptos que vulgarmente se confunden, como son: *Bienestar animal*, *Protección animal*, *Conservación y Derechos de los animales*, *Vida natural* o *Producción animal.* En ellos confluyen –a veces en viva polémica– diferentes planteamientos mantenidos por colectivos y organizaciones diversas; criterios personales o sistemas de valores; normas de legislación y productividad junto con los primeros resultados obtenidos por una rama científica relativamente incipiente: **la ciencia del bienestar animal**.

Cuando las condiciones del medio son adversas, el individuo utiliza varios mecanismos para intentar contrarrestar los efectos de esas condiciones. En este intento, como señala Fraser (1990), el animal puede tener éxito o fracasar, y la intensidad del esfuerzo o los efectos del fracaso pueden ser medidos y valorados científicamente. En los últimos años, un creciente número de investigadores, integrando diferentes ramas del conocimiento, trabajan sobre ello a fin de elaborar unos criterios objetivos, susceptibles de experimentación, que sirvan de indicadores del sufrimiento animal. El Bienestar Animal, como ciencia, trata de determinar *el estado en que se encuentran los individuos en su intento de estar en armonía con el medio* (Broom, 1986 en Fraser y Broom, 1990), y se refiere, por tanto, *al estado de los animales, y no* al cuidado o responsabilidad de los seres humanos hacia ellos ni a las ventajas económicas de su explotación, aunque, de hecho, estos aspectos –protección y conservación, legislación y producción animal– sean sus principales aplicaciones.

Del mismo modo, no puede confundirse esta ciencia con las consideraciones éticas al uso en torno a los animales. De lo que se trata es de desarrollar un procedimiento científico para conocer el posible sufrimiento

---

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 493-527. 1994.

animal. Si la sociedad debe permitir o no ese sufrimiento, hasta qué punto y bajo qué circunstancias; el establecimiento de un orden de prioridades sobre los animales, incluido el hombre; si es lícita o no la matanza o explotación de animales es algo que la sociedad en su conjunto debe valorar, y queda fuera de la responsabilidad exclusiva de la comunidad científica.

A lo largo de este capítulo se hará una revisión de los distintos indicadores del bienestar animal que se han venido utilizando hasta ahora, analizando las ventajas e inconvenientes de cada uno de ellos. Creemos que el conocimiento de esta nueva rama científica, de los resultados obtenidos por ella y de sus aplicaciones es un instrumento indispensable en la actualidad: la presión de la conciencia social sobre el bienestar de los animales va en aumento, por lo que los gobiernos se ven obligados a legislar sobre el tema, y los modernos sistemas de manejo intensivo en explotaciones avícolas y ganaderas han supuesto cambios revolucionarios de consecuencias imprevisibles sobre los animales domésticos, poniendo de manifiesto el complejo entramado de interacciones con el medio que inciden sobre su salud.

19.1.1. Bienestar animal, sufrimiento y consciencia

El bienestar animal es el estado de salud física y mental en el cual los individuos están en armonía con el medio (Hughes, 1976a). Para una evaluación del bienestar sería necesario que pudiéramos responder a la cuestión de si los animales, ante determinadas circunstancias, pueden sentir dolor, miedo, frustración o algunas otras experiencias emocionales displacenteras que podemos englobar bajo el concepto de *sufrimiento*, físico o mental, y si pueden ser conscientes de estos estados emocionales. Ahora bien, sufrimiento y consciencia forman parte de las experiencias subjetivas de los animales, y un primer interrogante que se nos plantea es si es posible llegar a conocer estas experiencias subjetivas con procedimientos científicos.

Para algunos autores, las experiencias subjetivas son, por definición, individuales; sólo las puede llegar a conocer el individuo que las experimenta y no son objetivamente verificables, de tal manera que sólo se puede trabajar con lo que los animales hacen, no con lo que *sienten* (Watson, 1924). Sin embargo, como señala Dawkins, esta afirmación no es muy convincente ya que, en la práctica, se acepta que, al igual que en humanos, determinados estados corporales o comportamientos pueden ser usados como guías fiables para saber lo que los animales están sintiendo (Dawkins, 1980).

Numerosas investigaciones llevadas a cabo dentro del campo de la psicología animal y de la etología cognitiva (ver capítulo 4) nos enseñan que es perfectamente posible plantear preguntas sobre determinados estados de conocimiento o representaciones mentales de los individuos

y buscar las respuestas con experimentos rigurosamente científicos. Los experimentos de *aprendizaje latente* constituyen, en este sentido, una de las primeras demostraciones de la idea según la cual el animal organiza su entorno a partir de un mapa cognitivo basado en la adquisición de representaciones mentales. Estas representaciones se vehiculan con la ayuda de diferentes soportes (no solamente el lingüístico) y, lo que es más importante, se pueden procesar estableciendo con ellas combinaciones, relaciones de orden y pertenencia, o equivalentes de operaciones lógicas como la inferencia.

Dasser (1988) demostró, por ejemplo, que las hembras de macaco de Java (*Macaca fascicularis*) reconocían a los miembros de su grupo a partir de sus representaciones en forma de diapositivas. En un segundo experimento demostró, además, que estas mismas hembras eran capaces de discriminar diapositivas que representaban diadas madre-hijo de aquellas en las que la relación entre el adulto y el joven no respondía a esta filiación. Para este investigador, sus resultados sugieren que los macacos utilizan, en su categorización, no sólo el conocimiento de la identidad de los animales, sino otro conocimiento más abstracto que equivaldría al concepto de filiación.

Herrnstein *et al.* (1976) pusieron de manifiesto las capacidades perceptivas de las palomas para discriminar entre varios tipos de objetos naturales (árboles, palomas, peces, seres humanos). Las palomas aprendieron a distinguir, entre un numeroso conjunto de diapositivas de escenas reales, las que contenían, por ejemplo, árboles de las que no los contenían.

Beninger y colaboradores (1974) diseñaron un experimento para ver si los animales eran conscientes de lo que estaban haciendo. Un grupo de ratas fueron entrenadas para presionar una palanca diferente según el tipo de comportamiento que estaban realizando. Si se estaban limpiando, al oír un zumbido, tenían que presionar una tecla de las cuatro que tenían delante y siempre la misma para esa actividad. El experimento fue repetido en varias ocasiones con éxito y se tuvo cuidado de controlar cualquier factor que ayudase a las ratas a asociar la palanca adecuada con cualquier cosa que no fuera la actividad que desarrollaban en el momento de oír el zumbido.

Gallup (1977) demostró que los chimpancés reconocían su propia imagen en un espejo. Después de observar que al cabo de varios días de mirarse en el espejo los chimpancés comenzaban a limpiar zonas de su cuerpo que normalmente no podían ver, realizó un experimento muy simple para comprobar su observación. Cuando el chimpancé estaba bajo el efecto de un anestésico, se le pintaban las cejas y orejas con un tinte no irritante y se esperaba a ver su reacción al despertar. Después de algún tiempo para comprobar que no notaban la pintura, se les presentaba un espejo e inmediatamente empezaban a tocarse las zonas manchadas.

Como vemos, las experiencias subjetivas de los animales, efectivamente, no pueden ser directamente verificadas –como tampoco lo son las humanas–, pero es posible trabajar sobre ellas y reconocerlas con métodos científicos. De lo que se trata es de utilizar estos métodos en la evaluación del grado de sufrimiento y de la *consciencia* de ese sufrimiento. Y aquí topamos con otro aspecto polémico del Bienestar. ¿Tienen los animales algún tipo de conocimiento consciente?, y ¿qué se quiere decir al hablar de consciencia animal?

La consciencia puede entenderse como un proceso de información dirigido a asegurar que un organismo no intenta hacer muchas cosas a la vez (Shallice, 1978), o como un «autoconocimiento» usado para poder predecir el comportamiento de otros individuos (Humphrey 1978). Para Hubbard (1975) la consciencia consta de diferentes elementos, tales como la «autoconciencia» (entendida como un conocimiento de nosotros mismos como distintos de los otros individuos), la capacidad de anticipación del futuro o la habilidad para manipular ideas abstractas.

Griffin nos dice que los animales no responden mecánicamente a los estímulos externos o internos, sino con una cierta comprensión de lo que ocurre. Para este autor, la consciencia es un amplio rango de experiencias conscientes, desde un simple dolor físico hasta el concepto del universo. La amplitud de este rango puede ser variable en los distintos animales, incluido el hombre, pero existe un continuo, y la consciencia ha debido tener también su historia evolutiva. Por otra parte, añade, el desarrollo de un cierto grado de consciencia en los animales es un carácter perfectamente adaptativo, ya que les permitiría ajustar su comportamiento de una manera más eficaz, de forma que la correlación entre comportamiento y consciencia ha debido ser favorecida por la selección natural (Griffin, 1976).

No obstante, para algunos autores, no es necesario que la evaluación del bienestar animal se base en criterios de sufrimiento. Según ellos, los animales pueden tener estados emocionales conscientes o no, podemos llegar a conocerlos o no, pero los criterios de evaluación de un estado de bienestar no tienen por qué basarse en esos supuestos. Para dichos autores, los efectos de unas condiciones adversas sobre los animales pueden medirse en términos no del sufrimiento que provoquen, sino de la incidencia a corto o largo plazo sobre la salud física del individuo, o, como dicen Fraser y Broom, de una reducción en su eficacia biológica (Fraser y Broom, 1990).

19.2. Medidas del bienestar animal

El estado en que se encuentra un individuo puede considerarse un continuo desde muy bueno hasta muy malo. El reconocimiento de ese

estado, en un momento o circunstancias concretas, puede ser complejo y, en muchos casos, en absoluto evidente. La estimación del bienestar, a través de los métodos que a continuación se revisan, no es directa, sino que se deduce de la ausencia de indicadores de malestar, sufrimiento o precursores de enfermedad, así como en el conocimiento de las necesidades fisiológicas y etológicas de los animales.

19.2.1. Indicadores de salud física

La ausencia de dolor y enfermedad son considerados unánimemente como los indicadores más claros y directos del bienestar, y está plenamente justificado asumir que, como en los seres humanos, las enfermedades, heridas y daños físicos son las principales causas del sufrimiento animal. Este sufrimiento es adaptativo, ya que el malestar que acompaña a algunas enfermedades puede ser necesario para la supervivencia. Según se ha visto en investigaciones recientes, los síntomas de malestar general (fiebre, dolores difusos, debilidad, abatimiento y pérdida de apetito) que aparecen en diferentes enfermedades comunes entre mamíferos son respuestas asociadas al sistema inmunológico y juegan un papel importante en su efectividad (Sapolsky, 1990).

En cuanto al dolor, hoy día existen pocas dudas acerca de que los mecanismos fisiológicos de la percepción de estímulos dolorosos son muy similares en el hombre y otros animales. Se sabe de neuronas, en el tracto espinocervical, que pueden ser excitadas cuando la piel es rajada, quemada, químicamente dañada, o cuando se aplican electroshocks, e incluso es posible identificar los compuestos bioquímicos responsables de la transmisión de dicha información. Es más, animales de diferentes especies han sido utilizados en los laboratorios para conocer el efecto de los analgésicos y anestésicos locales y su posterior aplicación en humanos. Estas evidencias fisiológicas y bioquímicas sugieren la existencia de un sistema de recepción de estímulos dolorosos (sistema nociceptivo) en un amplio rango de animales (incluidos todos los vertebrados), así como que son afectados por un grupo de analgésicos igual al del hombre. Por otra parte, es fácil entender por qué los sistemas de detección del dolor deberían haber evolucionado en los animales: si el cuerpo de un individuo ha sido dañado de alguna manera, sería muy ventajoso que el cerebro recibiera información sobre ello y que esta información provocase las respuestas comportamentales apropiadas.

Sin embargo, el dolor no es siempre evidente y la utilización de criterios fisiológicos en su reconocimiento es prácticamente inviable. Además, parece ser que en situaciones de dolor extremo, como el que cabría esperar de grandes heridas o mutilaciones, tiene lugar una liberación natural de sustancias narcóticas que bloquean los mecanismos de recepción del dolor (Hughes *et al.*, 1975). La función adaptativa de este sistema de bloqueo

pudiera ser la inhibición de respuestas comportamentales o fisiológicas en momentos en los que estas respuestas (gritos o exceso de adrenalina) pueden perjudicar más que ayudar al animal.

De acuerdo con varios autores (Morton y Griffiths, 1985; Sanford *et al.*, 1989; Bateson, 1991) los mejores indicadores de dolor son los comportamientos –estudiados en el hombre y otros animales– relacionados con él. En la obtención de estos índices hay que considerar cómo podría haber evolucionado en cada especie un sistema de dolor, teniendo en cuenta todos los aspectos de la biología del animal. En primer lugar, la percepción del estímulo como doloroso sólo tendría sentido en aquellos individuos que puedan tomar una decisión activa para evitar daños mayores, junto con una cierta capacidad de aprendizaje frente al peligro. El dolor actúa, en este sentido, como un *refuerzo negativo* que, procedente del propio individuo, favorece el aprendizaje de algunos comportamientos fundamentales para su supervivencia.

Ahora bien, si es o no una ventaja evolutiva para el animal responder ante el dolor con determinadas señales o vocalizaciones dependerá de las circunstancias. Como dice Fraser (Fraser y Broom, 1990), un animal joven podría emitir fuertes chillidos solicitando la ayuda de un pariente, mientras que un animal adulto, próximo a un peligro de predación, haría mejor en mantenerse callado. En las especies sociales y con largos períodos juveniles es lógico que sea ventajosa la comunicación del dolor a los demás. En cambio, en las especies menos sociales o más vulnerables, las grandes expresiones de dolor no acarrean tantas ventajas.

Esto es, la selección natural puede estar actuando de manera diferente sobre las respuestas al dolor, por lo que la búsqueda de indicadores ha de basarse, inicialmente, en la obtención de una información completa sobre el animal en situaciones normales: movimientos, vocalizaciones, ingesta, ritmo de actividad, tasa de pulsaciones y ritmo respiratorio. Después de esta información se podrán valorar las respuestas a distintos estímulos dolorosos y a la administración de analgésicos. Morton y Griffiths (1985) proponen que varios signos corporales y comportamentales así obtenidos (rigidez e inmovilidad, convulsiones, chillidos, castañeteo de dientes, taquicardia y vómitos) pueden usarse para establecer una puntuación de distintos niveles de dolor. No obstante, en aquellas circunstancias en las que la extrapolación con especies similares nos sugiere que, probablemente, el animal está experimentando una sensación dolorosa, deberíamos otorgarle el beneficio de la duda y actuar en consecuencia.

19.2.2. Índices fisiológicos del bienestar animal: el estrés

Además del dolor y la enfermedad, otras formas de sufrimiento menos agudas pero prolongadas, a largo plazo, conducen a una reducción en la eficacia biológica del individuo, a la aparición de enfermedades e incluso

a la muerte. De ahí que sea necesario buscar otros índices para valorar el estado del animal sin esperar el fatal desenlace, como, por ejemplo, los parámetros fisiológicos relacionados con el malestar o precursores de enfermedad.

La situación fisiológica denominada estrés ha sido, durante mucho tiempo, reconocida como la mejor muestra de ese estado de incidencia nociva sobre los individuos. Pero en torno a este concepto existen opiniones no siempre coincidentes, y los parámetros que habrían de ser medidos tienen, además, difícil interpretación. Veamos algunas de ellas.

El fisiólogo Cannon (1929) fue el primero en hablar de estrés para referirse a una serie de cambios fisiológicos relacionados con la actividad del sistema simpático y la glándula adrenal, los cuales se producían en situaciones que requieren del organismo una respuesta de acción rápida. Posteriormente, Selye (1960) comprobó que inyectando varias sustancias extrañas en las ratas (extractos de tejidos y glándulas) se producían las mismas respuestas fisiológicas (cuyos síntomas eran: alargamiento de la corteza adrenal, atrofia del tejido linfático y aparición de úlceras gástricas), y desarrolló el concepto general de estrés como «un conjunto de cambios fisiológicos y neurofisiológicos debidos a diferentes estímulos externos o internos llamados estresores». Estos cambios se producen de una manera secuencial y con distintas repercusiones sobre el organismo en un proceso que Selye denominó «síndrome general de adaptación» (General Adaptation Syndrom o GAS; fig. 19.1). El cuadro se inicia, ante una posible fuente de peligro, con una respuesta adaptativa o «reacción de emergencia» dirigida a preparar al organismo para una acción rápida y que, fisiológicamente, se reconoce por la actuación del simpático con liberación de adrenalina y noradrenalina. Si la fuente de conflicto no desaparece, se pasaría a la fase siguiente, conocida por «estado de resistencia» y caracterizada por la producción de la hormona ACTH y la consiguiente liberación de glucocorticoides y mineralocorticoides, que ayudarían a mantener altos los niveles de energía libre en forma de glucosa. Por último, si las condiciones adversas se mantienen, se entraría en la tercera fase del GAS, en la cual los mecanismos reguladores comienzan a fallar: la actividad de la glándula adrenal continúa, mientras que la actividad del tiroides y otras glándulas decaen; el timo se atrofia, con lo que disminuye la eficacia del sistema inmunológico; se producen cambios degenerativos en distintos órganos corporales, como la aparición de úlceras gástricas, y, en general, disminuye la eficacia biológica del individuo (descenso en la tasa de crecimiento, aumento en la susceptibilidad a la enfermedad, retraso en la reproducción o cese de actividad sexual, disminución en la producción de gametos, producción de abortos, etc.).

En la actualidad, la generalización del término estrés para describir unas condiciones en las cuales el animal está bajo la presión de condi-

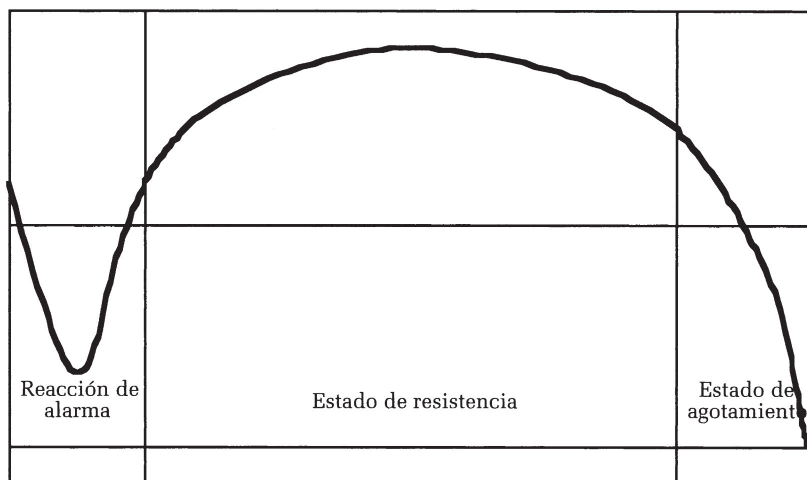


Figura 19.1.–El gráfico representa las tres fases del síndrome de adaptación frente a los estímulos estresores descrito por Selye (GAS). La primera fase se corresponde con una reacción general de emergencia o reacción de alarma, le sigue un estado de resistencia y, por último, se entraría en un estado de agotamiento (Selye, 1960).

ciones adversas ha llevado a la valoración de los síntomas fisiológicos del GAS como índices de malestar o sufrimiento, aunque no vaya acompañado de daño físico.

Varias consideraciones se interponen, sin embargo, a la utilización de tales indicadores: 1) a pesar de que la principal contribución de Selye fue señalar que la respuesta era inespecífica para todo tipo de estresor, hoy día se sabe que otros mecanismos complejos y no bien comprendidos están también implicados, y que las respuestas fisiológicas no son simples ni constantes, sino que dependen de la longitud e intensidad del estímulo y de las experiencias de los animales. 2) Los niveles hormonales varían considerablemente a lo largo del día sin que estén relacionados con condiciones adversas. Aumentan en situaciones que requieran un esfuerzo extra sin que sean negativas, como el cortejo, el apareamiento, la oviposición y la captura de una presa, y las experiencias en edad juvenil, que provocan actividad de la glándula adrenal, pueden ser muy beneficiosas para el futuro (Fraser y Broom, 1990).

Es decir, algunos síntomas del GAS, lejos de indicar sufrimiento, pueden estar mostrando que el animal tiene un buen estado de respuesta al medio. Según los autores arriba citados, la identificación del estrés con el GAS ha provocado confusión al dar lugar a dos conceptos contradictorios: el de «estrés bueno» y «estrés malo», para referirse a las primeras fases o a la última respectivamente. Por este motivo proponen que el término estrés debería emplearse sólo cuando se observen efectos adversos sobre el animal.

De acuerdo con este criterio, el estrés «es un efecto medioambiental sobre el individuo que desborda sus sistemas de control y reduce su eficacia». O bien, «una incapacidad prolongada para dominar una fuente de peligro potencial, que lleva a la activación de sistemas de emergencia frente al peligro más allá de su rango de máxima eficacia» (Archer, 1979). Esto implica que los factores medioambientales inductores de estrés han de ser prolongados y no instantáneos, y que las únicas medidas utilizables del mismo son aquellas que demuestren una reducción en la eficacia biológica de los individuos.

Para medir la reducción en eficacia, Fraser y Broom (1990) proponen la consideración conjunta de factores tales como: una reducción de la tasa de crecimiento, un aumento de la mortalidad, un aumento del número de heridas y de la susceptibilidad a la enfermedad, un retraso en el inicio de la reproducción o entre períodos reproductivos y una reducción del éxito reproductivo. El inconveniente de estas medidas, según Dawkins (1980), es la facilidad con la que se puede llegar a dudosas conclusiones sobre los factores que causan estrés, ya que, si bien el estrés puede provocar un descenso en el número de huevos, por ejemplo, no todo el descenso en la puesta es debido a un factor estresante. Y también que debido a los actuales sistemas de regulación artificial en el manejo de animales (como la inseminación artificial, dietas especiales, vacunaciones y suministro de hormonas), algunas condiciones que podrían resultar estresantes y reducir la eficacia biológica de los animales quedan enmascaradas. Por ello, si se quiere llegar a conocer experimentalmente el efecto estresante de un factor sospechoso sobre un grupo de animales, es imprescindible la comparación con otro grupo control que difiera únicamente en la ausencia de ese factor.

Medidas fisiológicas implicadas en la evaluación del bienestar a corto plazo

Al margen de esta polémica, para conocer el efecto sobre los animales de algunas prácticas de manejo transitorias como capturas o transportes, que en sí no dañan directamente al individuo pero que son sospechosas de provocarles grandes disturbios, sí se han utilizado los niveles hormonales o productos relacionados con la actividad adrenal en sangre, además de otras medidas fisiológicas como la tasa de pulsaciones cardíacas o los electroencefalogramas.

De esta manera se ha podido saber, por ejemplo, que la aparición de un perro desconocido es lo que más incrementa el ritmo cardíaco en un cordero (Baldock y Sibly, *in press*, recogido por Fraser y Broom, 1990); o que la presencia de un predador, así como la inyección de adrenalina, provocan bradicardia en gallináceas y no taquicardia como en mamíferos (Gabrielsen *et al.*, 1977). Kilgour y De Lange (1970) estudiaron los niveles de cortisol en sangre en un grupo de ovejas sometidas a las prácticas de manejo más frecuentes. Sus resultados señalan el esquilado como la ac-

tividad que más disturbio provoca en estos animales, probablemente por el hecho de ser capturadas y separadas del rebaño (tabla 19.1). Y en otro estudio llevado a cabo con gallinas se puso de manifiesto que el aumento de los niveles de corticosterona y cortisol, debidos al transporte, dependían de la temperatura y de la duración del trayecto (Freeman *et al.*, 1984).

Tabla 19.1.–Niveles plasmáticos de cortisol (µg/100 ml) en un grupo de ovejas tras haber sido sometidas a diferentes prácticas de manejo. Nivel basal de cortisol en sangre: 3,6 µg/ml (Wood-Gush, 1983).

	Esquilado 5 min.	*Esquilado 10-15 min.*	*Baño 5 min.*	*Transporte 90 min.*	*Perro extraño 5 min.*
	8,3	15,8	5,7	4,6	5,7
	7,0	11,6	7,6	6,7	4,3
	5,6	7,7	9,1	4,4	8,6
	5,8	13,7	7,0	8,3	6,3
	6,6	12,4	6,4	8,1	9,6
	7,7	10,3	5,3	7,0	16,0
	6,2	10,0	4,2	7,1	5,7
	8,9	6,5	–	5,9	9,1
	7,8	15,3	–	4,8	10,6
	7,8	10,0	–	7,0	8,7
Media	7,2	11,3	6,5	6,7	8,5

* Mordeduras por perro.

En resumen, como señala Wood-Gush (1983), la utilización de parámetros fisiológicos en la investigación del bienestar debería ayudarnos a correlacionar respuestas y estado interno para aportar datos que normalmente permanecen ocultos y que, potencialmente, ayudarían a conocer el estado emocional de los animales. Estos parámetros tienen, sin embargo, varios inconvenientes: han de ser medidos y, por tanto, interfieren sobre el animal, y, sobre todo, son de difícil interpretación, ya que, como dice Dawkins (1980), la pregunta de ¿cuáles son las medidas fisiológicas más relevantes que pueden relacionarse con el grado de sufrimiento de un animal? aún está por contestar, y el mismo concepto de estrés permanece hoy en día lo suficientemente confuso como para devaluar el aporte de la fisiología en la estimación del bienestar animal.

19.2.3. Productividad y bienestar animal

Algunas veces se han utilizado criterios de productividad y récord de producción como índices de bienestar en las explotaciones agrarias. La mayoría de los investigadores, sin embargo, coinciden en señalar que conceptos como salud y productividad en absoluto tienen por que ir ligados (Dawkins, 1980; Wood-Gush, 1983; Hart, 1985).

Los argumentos en contra han sido claramente expuestos por Dawkins. En primer lugar, la productividad se refiere *al beneficio comercial* que se obtiene de un animal y suele ser medido a nivel individual o, más frecuentemente, de toda la explotación en su conjunto. Incluso a nivel individual suele medirse de diferentes maneras de modo que, hasta que no se analicen en detalle las causas de la productividad en cada caso, no pueden sacarse ningún tipo de conclusiones sobre el bienestar (altos niveles de productividad obtenidos con el engorde por administración de hormonas o inmovilizando a los animales son dudosamente reflejo de bienestar). En cuanto al grado de productividad de toda la explotación, su nexo con el bienestar es aún menor, ya que, en estos casos, el beneficio no se basa en la máxima productividad individual, sino en criterios económicos, de balance coste-beneficio, donde los gastos de mantenimiento e inversión inicial son aspectos fundamentales. En muchos casos puede incluso ser más rentable reducir gastos o aumentar el número de individuos a costa del bienestar individual.

En segundo lugar, existe en la actualidad una tendencia hacia las grandes unidades de explotación, de manera que el impacto producido por la muerte de algunos individuos es cada vez menor, y en las que, además, la productividad consigue elevarse con técnicas como la iluminación artificial, dietas especiales, selección de razas, medicamentos y hormonas que no tienen nada que ver con la situación de bienestar de los individuos implicados.

En definitiva, los records de producción son perfectamente compatibles con períodos de agudo sufrimiento físico y mental. La evaluación de los distintos sistemas de manejo o explotaciones con relación al bienestar habrá de hacerse mediante investigaciones sobre los animales en sí mismos, y no sobre los balances productivos de las unidades agrarias.

19.2.4. Comportamiento y bienestar animal

En ausencia de daños físicos aparentes, el conocimiento de los estados emocionales a través de las actitudes comportamentales, o de los efectos provocados por la inhibición de algunos tipos de comportamiento, son una base inestimable en la evaluación del bienestar animal. Los criterios utilizados en este terreno se fundamentan en dos aspectos distintos del comportamiento: las denominadas *necesidades etológicas* y los *comportamientos indicadores de malestar.*

Necesidades etológicas

El término necesidad se usa para referirse a «una deficiencia en un animal que puede ser remediada por la obtención de un particular recurso o por la respuesta dada a un estímulo concreto, medioambiental o corporal» (Fraser y Broom, 1990).

Un individuo puede tener en un momento concreto varias necesidades, algunas más urgentes que otras, dependiendo de su biología y de sus mecanismos motivacionales, de tal manera que, según la idea de Baker, recogida por Dawkins (1983), podríamos distinguir entre: *necesidades últimas:* aquellas que llevarían directamente a la muerte del individuo o a su fracaso reproductivo, caso de no ser cubiertas (por ejemplo, la necesidad de comer, beber, dormir o aparearse), y necesidades *próximas:* aquellas para las cuales los animales se sienten fuertemente motivados, pero que no llevan inevitablemente a la muerte o a la no reproducción, caso de no realizarse (ejercicio, construcción del nido o búsqueda de alimento).

En la medida en que la mayoría de estas necesidades próximas se cubren mediante respuestas de comportamiento se ha difundido la idea de «necesidades comportamentales» o «necesidades etológicas» para diferenciarlas de las llamadas «necesidades fisiológicas», como el comer o el beber, tendentes a restablecer el equilibrio fisiológico del organismo.

Durante algunos años se ha mantenido la creencia de que el bienestar animal puede ser valorado en función de que las necesidades de los animales, tanto fisiológicas como etológicas, estén cubiertas. Para Thorpe (1965) y Martin (1979), los animales necesitan realizar todos los tipos de comportamiento propios de la especie y sufren si no pueden hacerlo. Esta idea se basaba en el modelo psicohidráulico de Lorenz, pero, debido a que este modelo de motivación ya no es aceptado, el propio concepto de necesidades etológicas ha sido objeto de revisión.

Hughes y Duncan (1988) han propuesto un nuevo modelo en el que parten de una distinción entre comportamiento apetitivo: fase exploratoria, de investigación o búsqueda del objetivo, y comportamiento consumatorio, en el cual se alcanza ya el objetivo (el alimento es comido, el agua bebida o el apareamiento realizado). La cuestión es si se puede separar, por ejemplo en el comer, lo que es el cubrir una necesidad fisiológica de mantener un nivel de nutrientes, del comportamiento desarrollado para cubrir esa necesidad. Para muchos comportamientos gobernados por factores internos, los niveles motivacionales, más pronto o más tarde, aumentarán hasta un umbral en el que se desencadene el comportamiento apetitivo. De acuerdo con el modelo, este comportamiento tiene un efecto de *feedback* positivo sobre la motivación, por lo que, en aquellas situaciones en las que no pueda ir seguido de secuencias consumatorias, continuará (algunas veces en forma abreviada e incompleta) y provocará aún mayor motivación dando lugar a estereotipos u a otros problemas de bienestar. La idea de Thorpe queda así matizada por estos autores en el sentido de que los animales necesitarían realizar sólo aquellos tipos de comportamientos para los cuales los factores motivacionales internos sean más fuertes.

Estos argumentos han tenido una amplia repercusión en la legislación sobre protección animal (la Convención Europea para la protección de

los animales de granja, en sus artículos III, IV y V, señala que hay que cubrir no sólo las necesidades fisiológicas de los animales, sino también las necesidades etológicas) y constituyen uno de los puntos clave en la evaluación del bienestar animal. Una evaluación que, hasta ahora, se ha basado en la utilización de dos procedimientos distintos que, en realidad, se complementan: la comparación del comportamiento en libertad con el comportamiento en cautividad y la realización de tests de elección.

Libertad versus *cautividad*

La idea general de este procedimiento radica en tres aspectos: llegar a conocer el comportamiento de los animales en una situación rica en estímulos, donde éstos pudieran desarrollar todo el rango comportamental propio de la especie; intentar comprender este comportamiento desde un punto de vista adaptativo; y discernir, de entre las necesidades de los animales, aquellas que parecen más urgentes en función de su alta motivación o de la influencia sobre la eficacia biológica de los individuos.

Stolba y Wood-Gush, junto con Hutton y colaboradores (en Wood-Gush, 1983), estudiaron el comportamiento de los cerdos en condiciones de semilibertad, en las que contaban con una extensión de árboles, arbustos, un pantano y un arroyo. Posteriormente compararon sus observaciones con las obtenidas bajo diferentes condiciones de estabulación. Stolba (en Wood-Gush, 1983) llegó a la conclusión de que los principales cambios comportamentales que se producían eran debidos no tanto a la falta de espacio como a la ausencia de determinadas características ambientales. Por ello propusieron que un buen sistema de manejo debería contar al menos con los siguientes requerimientos: un dormidero lejos de la zona de alimentación, un estercolero semejante a un sendero entre arbustos, un área para «hozar», un área de actividad con postes para marcar el territorio y material para la construcción del nido, y un corral para cada hembra, conectados entre sí de cuatro en cuatro por pasillos estercoleros. Cada corral podría tener un dormidero que sirviera en su momento de paritorio.

En otro trabajo recogido por Dawkins (1980), Wood-Gush y Duncan se plantearon soltar una población de gallinas domésticas en Escocia para estudiar su comportamiento «en libertad». En el segundo intento, ya que la primera población sucumbió rápidamente, utilizando pollos «entrenados» pudieron comprobar que, en poco tiempo, aprendieron a defenderse de los predadores y a elegir los sitios de nidificación más adecuados.

Kiley-Worthington (1977), por su parte, resume, en un cuadro comparativo, varios comportamientos de especies salvajes y domésticas que se manejan en agricultura. Estos estudios son interesantes ya que, como apunta Hart (1985), pueden ayudarnos a comprender el significado adaptativo de muchos de los comportamientos de nuestros animales domésticos y de los efectos de la cautividad, posibilitando la creación de un

diseño de condiciones artificiales que integren productividad, eficacia y bienestar.

Para Dawkins (1980), sin embargo, estos trabajos se han sobrevalorado en exceso, llevando a conclusiones erróneas sobre el bienestar. En primer lugar, las comparaciones con los ancestros salvajes tienen un valor limitado, dadas las diferencias genéticas, producidas por la domesticación, que han alterado no solamente los rasgos fenotípicos, sino también los comportamientos. En todo caso hay que tener en cuenta que en cautividad las necesidades últimas no siempre van unidas a las próximas, y que las experiencias desde el nacimiento pueden condicionar los gustos y comportamientos del animal.

El otro error interpretativo procede de la idea de Thorpe, apuntada al principio, de que los animales sufren si no pueden realizar todos los tipos de comportamientos, y de la noción más o menos «romántica», pero muy difundida, de que las condiciones de libertad son las óptimas para los animales y que, por tanto, toda forma de cautividad es nociva y causante de sufrimiento. Está claro que la vida en libertad no está en absoluto libre de sufrimiento; la mortalidad es mucho más elevada que en cautividad; los animales soportan continuamente el riesgo de ser predados, en muchos casos devorados en vivo tras lentas agonías; sufren condiciones extremas de privación de agua o alimento, heridas y enfermedades, y ni siquiera es evidente que los animales «prefieran» vivir en libertad. Podemos seguir pensando que la vida salvaje es mejor, pero, como dice Dawkins (1980), habría que definir qué entendemos por «mejor». En cuanto a si sufren por no desarrollar todo su rango comportamental, deberíamos entonces asumir que, puesto que algunos domésticos tienen su comportamiento antipredador muy reducido y emplean poco tiempo en vigilancia, sufren por ello, o que sufren por no tener que entablar encarnizadas peleas por conseguir pareja o arriesgarse en la búsqueda de comida.

Kiley-Worthington (1977), en cambio, defiende el uso de estos criterios comparativos. Según esta autora, aunque haya habido variaciones importantes debidas a la domesticación, éstas no son tantas como para haber modificado en gran medida las modalidades comportamentales básicas, tales como la organización social y el tipo de elección de hábitat. Así, cuanto más se aproximen los sistemas de manejo a esas condiciones, más exitoso será el animal, en términos tanto de salud como de producción.

Las preferencias de los animales: test de elección

Desde hace unos años, varios trabajos experimentales en etología utilizan los *tests de elección* o evaluación de las preferencias de los animales para conocer el significado adaptativo de algunos de sus rasgos y comportamientos. Esta técnica se basa en la aceptación de la idea apun-

tada por Spencer (1880, en Dawkins, 1980) en el siglo pasado de que los animales tienden a elegir aquellas condiciones que son óptimas para su supervivencia y éxito reproductivo. Lo que eligen estaría guiado por una predisposición heredada no sólo a evitar el sufrimiento, sino a aumentar su eficacia biológica.

Siguiendo esta argumentación, la ciencia del bienestar animal se ha planteado la realización de tests de elección entre diferentes situaciones o requerimientos alternativos para tomar decisiones sobre las necesidades de los animales, desde el punto de vista del propio individuo. En cierto modo, lo que se plantea es lo siguiente: si queremos saber qué prefieren los animales, qué les resulta beneficioso o perjudicial, ¿por qué no preguntárselo a ellos y buscar la respuesta a través de diseños experimentales de elección? Al menos no necesitaríamos hacer conjeturas al respecto interpretando índices o signos más o menos directos.

En esta línea de investigación, Hughes y Black (1973) llevaron a cabo un trabajo con las gallinas mantenidas en baterías. El Comité Brambell, del Reino Unido, en sus recomendaciones sobre el bienestar animal para los sistemas de explotación intensivos, había recomendado la sustitución de la malla de alambre del suelo de las jaulas por una chapa metálica. Sin embargo, cuando las gallinas pudieron elegir entre los diferentes tipos de suelo, rechazaron de plano las chapas rectangulares, prefiriendo la malla metálica. Con este experimento se evitó la sustitución de un tipo de suelo por otro, como la chapa, que, además demostrarse menos confortable, hubiera supuesto un elevado coste para los avicultores, ya que se perdía gran cantidad de huevos al caer sobre la plancha metálica.

Posteriormente, Dawkins (1977) elaboró un diseño experimental para poner de manifiesto la aversión o preferencia de las gallinas hacia el sistema de baterías en sí mismo (tabla 19.2). A través de una secuencia de experimentos, las gallinas pudieron elegir entre el sistema de batería y una especie de corral exterior. Debido a la influencia de la experiencia previa de los individuos en su toma de decisión, cada uno de ellos era

Tabla 19.2.–Preferencia de las gallinas por un corral exterior frente a un sistema de baterías de baterías (Dawkins, 1977). Puede observarse cómo la experiencia previa influye en los resultados del test de elección.

Experiencia previa a los tests	*Zona elegida*	*Número de elecciones (las tres primeras pruebas)*	*Número de elecciones (pruebas 4 a 24)*
Batería (7 hembras)	Batería	12	35
	Corral exterior	9	112
Corral exterior (7 hembras)	Batería	0	9
	Corral exterior	21	138

dado a elegir varias veces entre las dos condiciones, de manera que lo que se medía era el incremento o descenso en su tendencia a elegir cada una de ellas. Como era de esperar, mostraron una preferencia por los corrales respecto a las jaulas, aunque la elección estaba condicionada por la experiencia anterior de las gallinas. Las que habían sido criadas en baterías elegían preferentemente éstas en las primeras pruebas, pero bastaban unos minutos de experiencia en los corrales para que fueran elegidos en las siguientes pruebas.

No obstante, varias objeciones se han apuntado en contra de la utilización de los tests de elección en la evaluación del bienestar animal. No solamente la experiencia de cría puede ser decisiva en la elección, sino que, como señala Duncan (1978), lo que los animales eligen a corto plazo puede no ser lo mejor a la larga, ya que sus preferencias pueden variar en distintos momentos del día y del año (lógicamente, la preferencia por contar con material de construcción del nido sólo se manifestará en el momento adecuado). También la metodología empleada puede influir en los resultados obtenidos. En otro trabajo de Hughes (1976b) sobre la preferencia de las gallinas por distintos tipos de suelo (alambre o cama de paja), se pudo comprobar que los resultados diferían de cuando las gallinas podían ir libremente de un suelo a otro –en cuyo caso no manifestaron ninguna preferencia– a cuando quedaban confinadas varias horas en un tipo de suelo tras la elección, en cuyo caso eligieron el más confortable.

Estos factores, incluida la variabilidad individual, pueden incidir en la elección, pero, como apunta Dawkins (1983), con una metodología experimental rigurosa y adecuados procedimientos estadísticos pueden ser identificados y aislados, sin cuestionar la validez de este tipo de pruebas.

Existe, en cambio, otra objeción que sí pone en duda el mismo principio en que se basan los tests, y es que los animales no siempre eligen lo que es mejor para ellos (Duncan, 1978). Los ejemplos clásicos de esta argumentación son: el gusto excesivo por el azúcar de algunos animales, la sobrealimentación, la ingestión en algunos casos de plantas venenosas o la aversión a las inyecciones y medicamentos. ¿Por qué se «confunden» los animales a la hora de elegir? Posiblemente, en condiciones naturales, tanto el gusto por los sabores dulces, como la «gula», en el sentido de aprovechar todo el alimento disponible, tengan un significado adaptativo para esos animales. Pero, como dice Dawkins (1980), en las condiciones artificiales creadas por el hombre sobre los domésticos, el vínculo entre el valor de supervivencia de un determinado comportamiento y el estímulo próximo al que responde el animal puede romperse, produciendo una separación entre lo que se elige y lo que beneficia al individuo a largo plazo. Es evidente que ningún «pinchazo» es beneficioso en condiciones naturales, o que un caballo salvaje no encuentra terrones de azúcar en su zona de alimentación. Por tanto, habría que tener en cuenta estos aspectos y utilizar los tests de elección como un criterio orientativo para posteriores

investigaciones o para valorar la incidencia de las condiciones de manejo de los animales *sin necesidad de hacer conjeturas.*

La fuerza de la preferencia como medida del bienestar

Hemos visto cómo cuidadosos diseños experimentales de tests de elección pueden mostrarnos determinadas preferencias de los animales. Pero la preferencia en sí misma no tiene por qué ser un indicador del bienestar animal.

En el caso de que una raza de gallinas prefiera el pienso A al pienso B de idéntico valor nutritivo, sería excesivo afirmar que sufren si se les suministra el pienso B, a no ser que su rechazo sea tal que las gallinas dejen de comer. En otras palabras, habría que intentar medir la fuerza de las preferencias, ya que sólo se puede hablar de sufrimiento cuando la inhibición de un tipo de necesidad es demostrablemente desagradable o nociva para el animal.

Para ello se han propuesto dos técnicas procedentes de distintos campos del conocimiento: el condicionamiento operativo y la utilización de criterios basados en la economía de mercado.

Condicionamiento operativo

Durante muchos años la psicología experimental ha desarrollado las técnicas de aprendizaje basadas en la teoría de los refuerzos (premio y castigo). Estas técnicas son las que se siguen empleando hoy en día en el adiestramiento de animales.

Un refuerzo es «algo» que actúa favoreciendo algún tipo de aprendizaje, bien de manera positiva haciendo a un animal repetir una acción para conseguirlo (refuerzo positivo o premio) o bien haciendo que el animal trabaje para evitarlo (refuerzo negativo o castigo). Normalmente, como refuerzo positivo se emplea algún tipo de comida, y como refuerzo negativo un estímulo doloroso, asumiendo que los animales experimentan sensaciones subjetivas de placer ante el premio y sensaciones subjetivas de desagrado o dolor ante el castigo.

Según esto, ¿no podríamos llegar a conocer la fuerza de la preferencia por algunos objetos o condiciones del medio, observando cuáles de ellos pueden actuar como refuerzos positivos o negativos para el animal? Muchos trabajos experimentales han demostrado que no sólo la comida constituye un refuerzo capaz de motivar el adiestramiento de los animales. Los pinzones son capaces de aprender a colocarse en una determinada percha sólo para oír el canto de otro pinzón (Stevenson, 1967). Las ratas aprenden a presionar una palanca para obtener trozos de papel con los que construir el nido (Oley y Slotnick, 1970; fig. 19.2). El pez mariposa aprende a operar un mecanismo del acuario para obtener la presencia de un modelo de pez limpiador, con el que vive en simbiosis, desplegando ante él la postura de

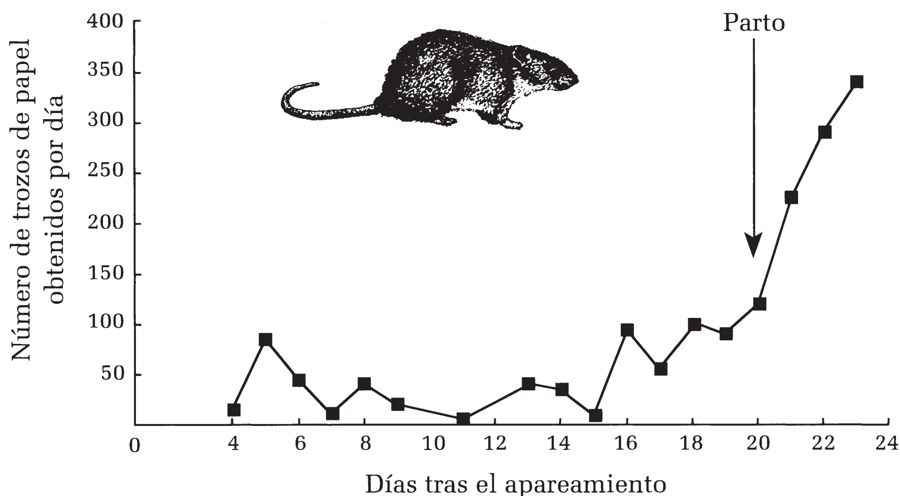


Figura 19.2.–Cada vez que la rata presiona una palanca obtiene un trozo de papel para construir el nido. A medida que aumenta la necesidad de material (en torno al parto) aumenta también el esfuerzo realizado por conseguirlo (Oley y Slotnick, 1970).

invitación a ser «limpiado» (eliminación de parásitos de la piel) (Losey y Margules, 1974).

Baldwin y Meese (1977) aplicaron estas teorías en animales domésticos. Para evitar la incidencia de comportamientos deletéreos, muy frecuentes en cerdos, como el morderse la cola unos a otros, se había propuesto mantener casi permanentemente las porquerizas en oscuridad, pero se temía por los efectos que pudieran derivarse de este modelo sobre el bienestar. Estos autores demostraron que cuando los cerdos podían elegir aprendían rápidamente a presionar un interruptor con sus hocicos para obtener luz. En otros trabajos pusieron de manifiesto que temperaturas por debajo de los 5 °C actuaban también como un refuerzo negativo, de manera que los cerdos aprendían a presionar un conmutador que caldeaba el ambiente (fig. 19.3).

En conclusión, una forma de saber si un conjunto de condiciones provocan sufrimiento consiste en demostrar que pueden actuar como refuerzos negativos al igual que una descarga eléctrica o la falta de alimento. Según Russell y Burch (1959), existe un vínculo entre las causas del sufrimiento y lo que los animales consideran castigos, ya que la selección natural debería favorecer el que los individuos aprendan a evitar situaciones que puedan resultar dañinas o peligrosas.

Utilización de técnicas de economía de mercado

Los estudios de economía de mercado clasifican los bienes y servicios en *lujos* y *necesidades* en función de la elasticidad de su demanda. Pri-

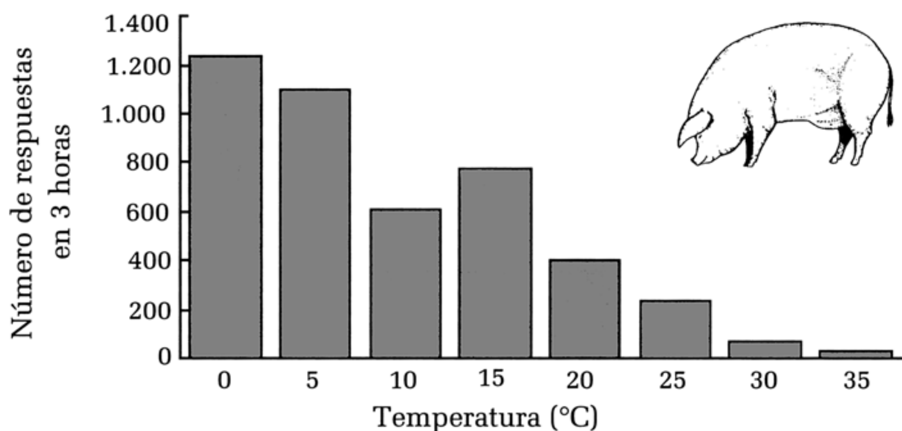


Figura 19.3.–Los cerdos aprenden a encender una estufa cuando tienen frío (Baldwin e Ingram, 1967). Cada vez que se presiona una palanca la estufa se enciende durante tres segundos. El gráfico muestra el número de respuestas de encendido dadas por un solo cerdo en función de la temperatura ambiental.

mero se asume que la gente hace su elección sobre los bienes de consumo intentando combinar su utilidad con la satisfacción personal, y luego se analiza el efecto sobre la demanda provocado por restricciones presupuestarias. Si la gente deja de adquirir algunos bienes cuando se reducen sus ingresos, se dice que su demanda es *elástica* y son considerados *lujos.* Aquellos que son considerados tan importantes que se intentan adquirir a costa de perder todos los demás se consideran *necesidades* o de demanda *inelástica* (aunque puede existir gran variabilidad individual entre estos conceptos, de manera que lo que para unos es un lujo para otros puede ser una necesidad). Algunos autores han reflexionado sobre el paralelismo que puede establecerse entre los seres humanos como consumidores y los animales, cuando tienen que elegir entre hacer determinados comportamientos dentro de un espacio limitado de tiempo. El beneficio que los animales intentarían obtener al máximo con su elección sería su eficacia biológica. Usando esta analogía, McFarland y Houston (1981) sugieren que el equivalente biológico del dinero para los animales podría ser el tiempo, de tal modo que midiendo la «elasticidad de la demanda de los comportamientos», bajo condiciones tales que el total de tiempo diario es restringido, haríamos una distinción objetiva entre lo que los animales consideran *lujos* y lo que ven como auténticas *necesidades.*

Experimentalmente, la restricción de tiempo podría conseguirse simplemente con una reducción artificial del ciclo de luz diario, pero se afectaría enormemente la fisiología del animal, por lo que es mejor bloquear ciertas actividades durante gran parte del día de forma que tenga que elegir entre ellas durante el corto período de tiempo restante. O bien forzar una situación en la que deba emplear mucho tiempo en comer y

beber (con artilugios que dificulten la obtención del alimento) con lo que se reduce la cantidad de tiempo que puede dedicar a otras actividades. Müller-Schwarze *et al.* (1982) limitaron a un tercio la cantidad de leche administrada a unos cervatillos que, como consecuencia, aumentaron en un 62% el tiempo empleado en pastar, a costa de reducir las demás actividades. Como era de esperar, la alimentación se mostró como la demanda más inelástica.

Pero no sólo los presupuestos de tiempo pueden manipularse experimentalmente; podemos intentar «elevar el precio» de un comportamiento imponiendo otro tipo de restricciones. Por ejemplo, si hacemos que el animal tenga que trabajar mucho para obtener algún tipo de comodidad, el esfuerzo que esté dispuesto a realizar (o «precio del producto») nos indicará cuáles de esas comodidades son consideradas como necesidades urgentes, menos urgentes y lujos por el propio individuo. Van Rooijen (1983) diseñó un experimento de este tipo para ver la fuerza de la preferencia de los cerdos por suelos de tierra, y Thompson (1964) otro para valorar la necesidad de los gallos de ver a un coespecífico. En ambos casos el animal tenía que repetir varias veces una acción (presionar una palanca) para obtener el premio. El número de acciones exigidas en cada caso se iba incrementando y se comparaba con el esfuerzo que el individuo estaba dispuesto a realizar cuando el premio era el alimento. En los dos casos la alimentación apareció como la necesidad mayor; pero lo más interesante es que la metodología empleada nos ofrece la posibilidad de establecer un *ranking* de necesidades *utilizando la comida como criterio comparativo.*

Manan Dawkins, en un trabajo con gallinas, se propuso valorar la importancia de distintos tipos de suelos en las baterías utilizando este criterio en los tests de elección. Las gallinas debían elegir entre una jaula con suelo de alambre, pero con alimento, y otra con suelo de paja, pero sin alimento. Los resultados dependían del grado de deprivación alimenticia de las aves. La mayoría de las gallinas sin hambre preferían la cama de paja, pero a medida que aumentaba el grado de deprivación, aumentaba la probabilidad de elección de la jaula con comida. Así, el número de horas de deprivación que afecta a la elección sobre varias condiciones del medio puede usarse como medida objetiva de la fuerza de la preferencia, lo que permite ordenar las necesidades próximas desde las más urgentes a las menos importantes para el animal (Dawkins, 1983) (fig. 19.4).

Según esta autora, si convenimos en que la negación de alguna necesidad inmediata, como la comida, supone sufrimiento, el animal podría mostrarnos otras necesidades que para él son igual o más importantes. De este modo conseguiríamos minimizar la analogía entre los sentimientos humanos y lo que ocurre con los animales, aceptando sólo que éstos pueden sufrir si se les priva de una necesidad vital como es el alimento.

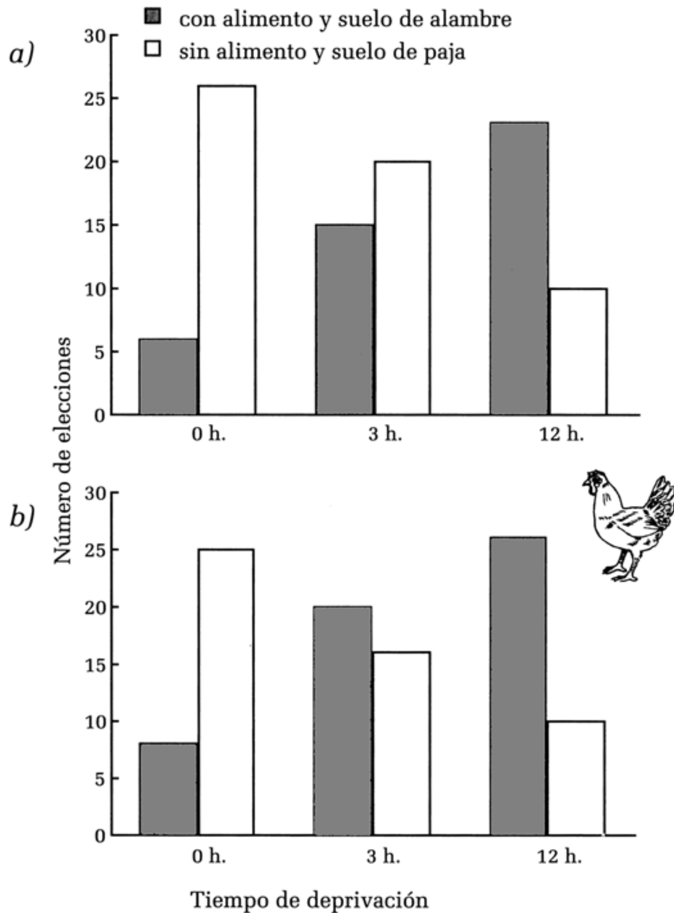


Figura 19.4.–Número de elecciones entre una jaula con alimento y suelo de alambre y otra sin alimento, pero con suelo de paja, bajo tres condiciones distintas de deprivación alimenticia (Dawkins, **1983).** a) Resultados de los tests realizados entre las 9,00 y las 12,00 horas. b) Resultados de los tests realizados entre las 13,00 y las 16,00 horas.

Comportamientos indicadores de bienestar animal

El estudio del comportamiento de los animales en cautividad ha puesto en evidencia que éstos muestran claras señales de sufrimiento, desde un simple dolor físico hasta posibles estados mentales de miedo, agotamiento, aburrimiento, frustración o conflicto. El conocimiento sistematizado de estos comportamientos, de su significado para cada especie, de los factores del medio que los provocan, y de sus efectos sobre la salud, constituye un campo abierto de enorme utilidad en la evaluación del bienestar animal.

Este conocimiento es, asimismo, una necesidad objetiva si se quiere que la incidencia de las actuales prácticas de manejo y explotación intensiva,

y en general de todas aquellas situaciones que requieran el confinamiento de los animales, no suponga un elevado coste tanto en términos económicos como del bienestar de los individuos implicados.

Se han apuntado tres tipos de comportamientos o categorías metodológicas –no separadas forzosamente entre sí– que pueden investigarse como indicadores del estado en que se encuentran los animales:

Pautas de comportamiento asociadas al GAS

En algunos animales, el síndrome general de adaptación (GAS) va acompañado, en cada una de sus fases, de signos comportamentales característicos que pueden usarse para su reconocimiento. Varios de estos signos: erección de plumas o pelos, expulsión de heces y orina, vocalizaciones específicas, huidas y agresiones, son manifestaciones comunes asociadas a la primera fase del GAS y se corresponden con la situación fisiológica denominada «reacción general de emergencia». Estos comportamientos son adaptativos y ayudan al animal a sobrevivir. La ventaja de su reconocimiento radica en su utilidad para identificar el efecto desencadenador de estrés de las condiciones de manejo o del medio, más que como guías fiables de sufrimiento.

Las manifestaciones comportamentales relacionadas con una situación de estrés prolongado son muy variables y requieren ser estudiadas para cada especie. En general, forman parte del catálogo de *comportamientos anormales o de conflicto* y serán analizados a continuación.

Comportamientos asociados al miedo, conflicto o frustración

Se denominan comportamientos de conflicto y frustración a «aquellos que se desarrollan cuando se producen simultáneamente dos tendencias de conducta incompatibles (conflicto) o debidas a la inhibición de una sola tendencia de conducta (frustración)» (Wood-Gush, 1983). Su estudio puede llevarse a cabo experimentalmente poniendo a los animales en situaciones que provoquen estos estados emocionales: ponerles en presencia de un predador o coespecífico agresivo (*miedo*); colocar el alimento junto a un modelo agresivo (*conflicto*), *o* impedirles el acceso a una fuente de alimento visible (*frustración*).

Wood-Gush, en su libro *Elements of Ethology* (1983), describe varios tipos de comportamientos dentro de esta categoría:

Actividades de interrupción

Las dos tendencias de conducta que entran en conflicto (p. ej., atacar y huir) son sustituidas por otro tipo de actividad aparentemente irrelevante y sin relación con el conflicto en sí mismo. La limpieza del pelo o plumaje, descansar, incluso dormir, son actividades de interrupción muy comunes y que se manifiestan también en situaciones de frustración.

Independientemente de los factores causales que desencadenen estos comportamientos, para abordar cualquier hipótesis explicativa hay que considerar, según Wood-Gush, la naturaleza exagerada e incompleta de las actividades de interrupción. La tabla *19.3* ilustra cómo los movimientos de limpieza del plumaje en gallinas frustradas diferían significativamente en una actividad del mismo tipo en condiciones normales. Tinbergen (1952) apuntó que ésta podría ser la base sobre la que se ha desarrollado la ritualización de algunos comportamientos (ver capítulo 4).

Actividades redirigidas

En este caso sólo se manifiesta una de las tendencias de conducta implicadas en el conflicto, pero dirigida hacia otro objeto distinto del que inicialmente provocó ese conflicto: durante los encuentros agresivos en los gallos, los picoteos, a menudo, se dirigen no hacia el rival, sino hacia los objetos del entorno.

Movimientos de intención

El individuo realiza sólo las secuencias de movimiento iniciales de uno de los tipos de conducta que entran en conflicto.

Alternancia

En otras ocasiones, las dos tendencias de conducta son expresadas alternativamente: por ejemplo, el animal se aproxima y huye alternativamente de la fuente de conflicto.

Tabla 19.3.–Comparación de la duración media de los movimientos de limpieza del plumaje en un grupo de gallinas bajo dos condiciones: frustradas y no frustradas (control). La duración es medida por el número de fotogramas de la filmación de cada movimiento (Wood-Gush, 1983).

Gallinas	*Condiciones*	*Duración media*	*t*	*p*
Blanca	normal (Control) (n = 39)	42,76 ± 8,05	1,98	< 0,05
	frustración (n = 92)	28,90 ± 3,09		
Azul/Blanca	normal (Control) (n = 33)	51,15 ± 7,80	2,97	< 0,01
	frustración (n = 19)	19,26 ± 3,87		
Azul/Rosa	normal (Control) (n = 33)	71,42 ± 8,13	4,88	< 0,001
	frustración (n = 69)	34,33 ± 3,46		

Conducta ambivalente

Los movimientos de dos tendencias de comportamiento (p. ej., aproximarse y huir) se combinan en un nuevo tipo de conducta.

Conducta de compromiso

Es similar a la anterior, pero en lugar de una combinación de movimientos entre dos conductas sólo aparece un tipo, el cual puede expresar ambas tendencias: por ejemplo, los movimientos en círculo de los gallos en las interacciones agonísticas parece ser un compromiso entre aproximarse y huir.

Actividades en vacío

La frustración puede llevar a los animales a realizar conductas para las cuales tiene un alto nivel de factores causales, aunque los estímulos apropiados no estén presentes: por ejemplo, algunas aves enjauladas, cuando llega el momento, realizan todos los movimientos de construcción del nido en ausencia de los materiales necesarios.

Ahora bien, ¿qué podemos decir sobre estos comportamientos en relación al bienestar animal?

Para el mismo Wood-Gush, en el presente estado de conocimiento su valor como indicadores de sufrimiento es relativa. Muchas actividades de interrupción son frecuentes en libertad, y cierto grado de frustración en el ambiente es siempre inevitable. Pero es que, además, su utilización puede llevar a interpretaciones erróneas. Según Dawkins (1980), algunos de estos comportamientos tienen un significado adaptativo que muchas veces desconocemos: por ejemplo, Kruijt (1964) y Feekes (1972) demostraron que los gallos que picoteaban con más frecuencia objetos del entorno en los encuentros agresivos eran aquellos que tenían más probabilidades de ganar la palea. Y algunas *actividades en vacío*, muy frecuentes en animales domésticos (el dar vueltas antes de echarse en los perros, o el cazar pelotas en los gatos), no parecen provocar ningún tipo de sufrimiento sino, más bien, todo lo contrario.

No obstante, tanto Wood-Gush como Dawkins coinciden en afirmar que el estudio de estos comportamientos, en cada especie, es una guía muy útil para detectar los estados de conflicto, miedo y frustración, y que el miedo y la frustración, si son prolongados, pueden provocar sufrimiento en los animales, ya que son, fundamentalmente, estados emocionales displacentero.

Comportamientos anormales

Según la definición dada por Broadhurst (1960) y Fox (1968), un *comportamiento anormal* es «una acción persistente y no deseable, que aparece en una minoría de la población, que no es provocada por algún daño

obvio del sistema nervioso y que se generaliza más allá de la situación que originalmente la provocó»

Pero el término de comportamientos anormales (mal llamados en ocasiones «vicios») se aplica, en general, cuando la frecuencia de los movimientos, la intensidad de las acciones o el contexto en que se realizan difieren de lo normal. Para definirlos, por consiguiente, hay que conocer exhaustivamente lo que podría ser el rango comportamental de la especie, incluso del individuo (Fraser y Broom, 1990).

Un amplio grupo de comportamientos descritos en animales domésticos, o en cautividad, se han incluido dentro de esta categoría. La diferencia con los que hemos visto en el apartado anterior no está nada clara y, de hecho, muchos son provocados en situaciones de conflicto o frustración. A niveles prácticos y metodológicos pueden encuadrarse en dos apartados.

Estereotipos

Se denomina estereotipo a «una secuencias de movimientos repetida, y relativamente invariable, que se realiza *sin ningún propósito aparente* (Fraser y Broom, 1990).

Los movimientos repetitivos de balanceo corporal, los paseos que siguen el mismo trayecto una y otra vez, o las continuas sacudidas de cabeza son ejemplos de estereotipos observados tanto en animales de granja como en Zoológicos, en hombres enjaulados y en niños autistas.

En el cuadro 1, al final del capítulo, presentamos un resumen de los estereotipos más conocidos que aparecen en distintas especies, de las situaciones que los desencadenan y de sus consecuencias sobre la salud.

Wood-Gush (1983) incluye los estereotipos dentro del grupo de comportamientos de conflicto y frustración ya que, según él, aparecen cuando los animales se presentan ante un problema insoluble o cuando están ante una meta deseable, pero inaccesible; es decir, cuando no controlan la situación.

En unas experiencias con gallinas llevadas a cabo por el autor junto con Duncan, se vio que cuando a estas aves se les provocaba frustración, colocando un cristal transparente que les impedía el acceso al comedero, se desencadenaban movimientos de escape estereotipados cuya intensidad dependía del grado de frustración (Duncan y Wood-Gush, 1972). Es más, en algunas ocasiones, cuando se eliminaba la causa de la frustración, los movimientos de escape no desaparecían. Es decir, los estereotipos pueden llegar a fijarse más allá de la causa que los originó.

Sin embargo, su significado es algo que aún está en discusión. Los mismos trabajos de Duncan y Wood-Gush con gallinas demostraron que la administración de drogas, que eran conocidas como reductoras del

miedo, retrasaba el inicio de los estereotipos (Duncan y Wood-Gush, 1972). Según Dantzer (1986), los estereotipos dependen del sistema dopamínico cerebral implicado en el control de movimientos, y también se ha visto su relación con péptidos opiáceos como naloxona (Cronin *et al.*, 1985), o con drogas psicoestimulantes (Sharman y Stephens, 1974). Es decir, por un lado se ha apuntado la posibilidad de que los estereotipos tengan una función adaptativa y que sean beneficiosos para el animal, provocando la liberación de péptidos analgésicos en el cerebro o creando un efecto narcótico y adormecedor sobre el individuo (como el chupete y el balanceo en bebés), de forma que se reduzca la ansiedad ante el conflicto o la frustración; de esta manera se reduciría la necesidad de utilizar la respuesta adrenal a largo plazo, evitando los efectos de un estrés prolongado. Pero, de otro lado, esto no está suficientemente probado y es posible que los estereotipos, como también se ha señalado, sean manifestaciones de disturbios psicopatológicos provocados por una situación de frustración o conflicto prolongados.

En cualquier caso, el mantenimiento de los estereotipos más allá de un tiempo razonable lleva no solamente a la aparición de diferentes cuadros clínicos, sino también a un desgaste energético excesivo, y la fijación de estos comportamientos, al agotamiento del animal.

Como dice Dawkins, en la Naturaleza las situaciones de conflicto y frustración son muy frecuentes, pero no lo es el que se prolonguen durante semanas, meses o años, con lo que los mecanismos adaptativos se rompen dando lugar a situaciones patológicas, incluso a la muerte.

Comportamientos deletéreos

Nos referimos, en este caso, a un grupo de comportamientos incluidos en la categoría de «anormales» (más por la extensión en que se producen, o por el objeto al que van dirigidos, que por el tipo de comportamiento en sí mismo) que se caracterizan por sus efectos adversos sobre el propio individuo o sobre los individuos que conviven con él: desde una reducción en su eficacia biológica y la aparición de diferentes cuadros clínicos, más o menos graves, hasta la muerte.

Una descripción detallada de todos ellos alargaría este capítulo excesivamente, por lo que nos limitamos también a dar unos cuadros-resumen de estos comportamientos siguiendo la reciente revisión sobre el tema llevada a cabo por Fraser y Broom (1990) (ver al final del capítulo).

¿Son los *comportamientos anormales* indicadores fiables del bienestar animal?

En primer lugar, está demostrado que estos comportamientos, si persisten, provocan diferentes traumatismos físicos, heridas e incluso la muerte; por tanto, en estos casos se asume sin reservas que son indicadores de

ausencia de bienestar usando el criterio de salud física como guía para su evaluación.

En segundo lugar, cuando los *comportamientos anormales* han sido sistemáticamente investigados, se ha visto que se relacionan con una amplia gama de factores causales y, por consiguiente, el estado subjetivo de los animales que los manifiestan debe ser muy variable. Pero, en la mayoría de los casos, se ha comprobado que *mejorando las condiciones de los animales* (poniéndolos en una situación más rica en estímulos, permitiéndoles hacer ejercicio, evitando el aislamiento de los sociales, ampliando el espacio, evitando un exceso de densidad en los grupos, no destetándoles demasiado pronto y suministrándoles una alimentación y tratamiento adecuados) la frecuencia o incidencia de los *comportamientos anormales* remite de manera muy significativa. Del mismo modo cuando se reduce la cantidad o calidad del medio se está aumentando la probabilidad de que aparezcan los comportamientos anómalos. Por tanto, *independientemente de que provoquen o no daños físicos obvios, pueden tomarse como indicadores de malas condiciones y precursores de mala salud.*

Es en este sentido en el que deben considerarse estos comportamientos como una guía válida en la evaluación del bienestar –ya que son signos precoces de que las circunstancias ambientales no son satisfactorias– y no por la carga emocional de la palabra anormalidad, vinculada, en el lenguaje coloquial, a algún tipo de trastorno psicopatológico.

19.2.5. Analogía con el hombre

Para terminar, hemos de hacer referencia a un tipo de criterio de evaluación del bienestar animal ampliamente utilizado, pero casi siempre bajo un enfoque erróneo. Nos referimos, en concreto, a los intentos de deducir el estado en que se encuentran los animales estableciendo una analogía con nosotros mismos. Según Dawkins (1980), existen dos maneras de realizar esta analogía: una de ellas, muy difundida pero completamente equivocada, consiste en ponernos nosotros en la situación del animal y deducir directamente su estado emocional del que tendríamos nosotros en esas mismas condiciones. Hacer esto supone no tener en cuenta las diferencias entre especies en cuanto a requerimientos y necesidades biológicas. Lo que es bueno o malo para nosotros no tiene por qué ser, ni lo es, para el resto de los animales. Deducir que un animal tiene frío a 0° porque nosotros lo tenemos a esa temperatura, o que sufre enjaulado porque nosotros lo haríamos en esa situación, puede llegar a ser tan burdo como suponer que un pez debería ahogarse en el agua. Este criterio, sin embargo, está tan extendido que, no en vano, los fabricantes de comidas para perros se encargan de que esos productos lleven aromas agradables al olfato humano.

La otra forma de extrapolar nuestros propios sentimientos hacia los animales es más consistente, y en cierto modo inevitable, y se basa en el reconocimiento de que, a pesar de las diferencias existentes entre especies, tampoco podemos caer en el error de pensar que los animales son tan distintos al ser humano que no es posible establecer analogías de ningún tipo. Como hemos visto, existen evidencias fisiológicas, anatómicas, comportamentales y evolutivas que establecen una similitud entre el hombre y otros seres vivos: al igual que nosotros, muchos de ellos muestran signos de dolor, miedo y comportamientos de escape ante estímulos dolorosos o situaciones de peligro. El dolor, el miedo y otras formas de sufrimiento no ocurren por azar o por un capricho masoquista de la naturaleza, sino que han sido producidas por la selección natural como mecanismos adaptativos, para evitar heridas y escapar al peligro, que suponen una ventaja evolutiva tanto para el hombre como para otros animales. La percepción de dolor y sufrimiento está asociada al sistema nervioso y los componentes de este sistema son también muy parecidos en muchos animales, incluido el hombre, lo que, al menos, posibilita la idea de que las sensaciones o experiencias mentales relacionadas con el dolor sean también similares.

Es en este sentido en el que únicamente se puede aceptar la utilización de las analogías con nosotros mismos. Si a un animal con un sistema nervioso similar al nuestro, al que aplicamos un estímulo doloroso (quemadura, corte, pinchazo), se le provocan cambios fisiológicos y signos comportamentales iguales a los que se producirían en cualquier ser humano en idénticas circunstancias, nadie nos tacharía de excesivamente subjetivos o faltos de rigor científico si concluimos que, en ese momento, el animal puede estar experimentando una sensación de dolor semejante a la que sentiríamos nosotros.

La evaluación del bienestar animal ha de basarse, por supuesto, en el conocimiento de la biología y comportamiento de cada especie y en la utilización conjunta de los procedimientos de evaluación que hemos desarrollado a lo largo de este capítulo; pero, *en última instancia*, si a partir de las evidencias indirectas obtenidas tras estos estudios estamos dispuestos a aceptar que los animales, en determinadas circunstancias, están sufriendo, sin duda lo hacemos usando una analogía con nuestros propios sentimientos, ya que las experiencias mentales, efectivamente, no son directamente verificables.

19.3. Resumen

El bienestar animal, entendido como el estado de salud física y mental en el cual los individuos están en armonía con el medio, puede y debe ser evaluado científicamente. En los últimos años, un creciente número

de investigadores ha abordado esta tarea, integrando diferentes ramas del conocimiento, para elaborar unos criterios objetivos, susceptibles de experimentación, que sirvan de indicadores del sufrimiento animal. En este capítulo se lleva a cabo una revisión de dichos indicadores (sanitarios, fisiológicos, de productividad y comportamentales), señalando los logros y deficiencias de cada uno de ellos, en un intento de puesta al día de una rama científica reciente y en cierto modo polémica. Se remarca la necesidad de utilizar conjuntamente varios de estos criterios en la evaluación del bienestar animal, ya que ninguno de ellos es suficiente en sí mismo, y la importancia de la aplicación práctica de esta nueva ciencia a campos como la Veterinaria clínica, la producción y la protección animal.

Cuadro 1.–Diferentes estereotipos frecuentes en animales domésticos

Estereotipo	*Especies*	*Situación*	*Causa*	*Consecuencia*
Trazado de ruta (paseos repetitivos sobre el mismo trayecto)	Animales de zoos	Confinamiento prolongado	Frustración de movimientos y acceso a recursos	Heridos en las patas
	Animales domésticos		Disturbios patológicos	Deformaciones óseas
	Hombres			Agotamiento y pérdida de peso (caquexia)
Balanceos, sacudidas y zigzagueos corporales	Caballos	Confinamiento	Insuficiente estimulación sensorial	Pérdida de peso
	Becerros	Inmovilidad	Frustración extrema	Agotamiento físico
	Monos	Aislamiento social	Trastornos psicopatológicos	
	Niños autistas		Contagio (imitación)	
Rozamientos corporales contra objetos del entorno	Vacuno	Confinamiento prolongado	Frustración de movimiento	Traumatismo
	Cerdos	Restricción crónica del espacio	Alto grado de parasitación	Heridas
	Caballos			Infecciones
Cocos al establo	Caballos	Confinamiento	Frustración de movimiento	Fracturas de patas
		Aislamiento social	Insuficiente estimulación sensorial	Heridas en las patas
				Peligro de infecciones
Movimientos de cabeza verticales, laterales y rotativos	Gallos y gallinas	Confinamiento	Miedo	Pérdida de peso
	Caballos		Tendencias hereditarias	Hipertrofio de la musculatura del cuello
			Frustración de movimientos	
			Presión de insectos	
Apertura rítmica de la boca con ingestión de aire	Caballos	Confinamiento	Frustración de movimiento	Hipertrofia de la musculatura de la garganta
	Vacuno	Inmovilidad crónica	Contagio (imitación)	Aerofagia
			¿Tendencias hereditarias?	Trastornos gastrointestinales
				Obstrucción intestinal (íleo)
				Cuadros diarréicos
				Reducción de ingesta y déficit alimenticio
Masticación en vacío	Cerdos (más frecuente en hembras)	Aislamiento	Frustración	Salivación excesiva
		Ausencia de requerimientos de confort (cama y revolcadero)	Postura de perro sentado	Trastornos gástricos y pérdida de peso («síndrome de la cerda delgada»)
				Retrate en el estro y descenso de la fertilidad
Rotación de la lengua	Vacuno	Confinamiento (estabulación prolongada)	Frustración alimenticia y de movimiento	Trastornos gastrointestinales
Sacar rítmicamente la lengua	Lechones y terneros		Deficiencias nutricionales	Aerofagia
			Tendencias hereditarias	Diarrea y perdida de peso
			Contagio por imitación	
			Destete temprano	

Cuadro 1.–Diferentes estereotipos frecuentes en animales domésticos (cont.)

Estereotipo	*Especies*	*Situación*	*Causa*	*Consecuencia*
Lamer cuerpo y objetos	Caballos Vacuno	Confinamiento	Destete temprano Deficiencias nutricionales Insuficiente estimulación sensorial	Heridas en la lengua Ingestión de pelos y suciedad Infecciones por tricobezoares (bolas de pelo)
Moder objetos (barra, pesebre, cadena…)	Cerdos	Inmovilidad	Frustración de movimientos	Desgaste en la dentición
	Vacas	Falta de confort	Dieta insuficiente	Hipertrofia de la musculatura de la garganta
	Caballos	Confinamiento extremo	Insuficiente estimulación sensorial Contagio por imitación	Trastornos en la alimentación y pérdida de peso

Cuadro 2.–Comportamientos deletéreos: comportamientos dirigidos hacia el propio animal

Comportamiento	*Especies*	*Situación*	*Causa*	*Consecuencia*
Automutilación (mordeduras y picotazos)	Caballos (más frecuente en machos no castrados) Monos Ocasionalmente otras especies	Confinamiento y aislamiento	Frustración extrema (social y de movimiento) Parasitación Dolor	Grandes heridas e infecciones
Arrancar y comer pelo, plumas o lana	Becerros	Confinamiento y aislamiento social	Frustración (social y de movimiento)	Heridas
	Potros		Destete temprano	Ingestión desmesurada de pelo (formación de bolas de lana y pelo en el tubo digestivo
	Corderos Aves			Trastornos digestivos graves (incluso la muerte)
Chupar y comer objetos	Becerros	Aislamiento	Destete temprano	Desgaste de la dentadura
	Lechones	Confinamiento	Deficiencia de fósforo	Obstrucción intestinal (íleo)
	Vacuno		Deficiencias de celulosa o fibra seca	Heridas en la boca
	Ovino Caballos		Contagio por imitación	Infecciones
Comerse la cama, la tierra o estiércol	Caballos y potros	Confinamiento crónico	Frustración de movimientos	Trastornos digestivos (efectos dañinos sobre colon y ciego)
	Vacas	Restricción del espacio	Dietas no equilibradas, escasas, incompletas o mal administradas	Cólico severo, incluso la muerte
	Cerdos Pollos		Parasitación Predisposición hereditaria	

Cuadro 2.–Comportamientos deletéreos: comportamientos dirigidos hacia el propio animal (cont.)

Comportamiento	*Especies*	*Situación*	*Causa*	*Consecuencia*
Polifagia	Caballos	Confinamiento prolongado	Frustración e insuficiente estimulación sensorial	Síndrome de la sobrecarga de fibra
	Vacas		Disfunciones hipotalámicas	Trastornos digestivos
Polidipsia nerviosa	Caballos	Confinamiento	Frustración e insuficiente estimulación sensorial	Reducción del valor nutricional de la dieta
	Potros	Aislamiento con agua *ad litibum*		Torsiones en el tubo digestivo (vólvulo)
	Ovejas Cerdos Aves de corral			

Cuadro 3.–Comportamientos deletéreos: comportamientos dirigidos hacia otros individuos

Comportamiento	*Especies*	*Situación*	*Causa*	*Consecuencia*
Comer huevos	Aves de corral	Confinamiento en jaulas pequeñas Manejo intensivo (en suelo a alta densidad)	Insuficiente estimulación sensorial Déficit de calcio en la dieta Contagio por imitación Falta de espacio y lugares de nidificación	Descenso en la producción de huevos
Arrancar y comer lana de otros	Ovejas	Confinamiento (estabulación a alta densidad)	Insuficiente espacio y estimulación sensorial	Pérdida de lana en gran parte del cuerpo (receptor)
			Desequilibrio e inadecuación en la dieta (ausencia de fibra seca: heno serrín)	Obstrucción del tubo digestivo por pelotas de lana (actor)
			Contagio por imitación	Cólicos severos e incluso la muerte (actor)
			Inadecuadas condiciones para mamar	
Picar y comer plumas y carne de otros: canibalismo en aves	Pollos Gallinas	Condiciones de manejo intensivo	Frustración del comportamiento de picoteo	Descenso en la fertilidad (receptor)
			Efecto estresante de condiciones ambientales inadecuadas (temperatura, humedad, iluminación, densidad de población, manejo excesivo, ventilación)	Trastornos digestivos (actor)
	Patos		Contagio por imitación	Graves heridas en espalda y cloaca (receptor)
	Perdices Faisanes			Hemorragias, infecciones, pérdida de peso y muerte (receptor)

Cuadro 3.–Comportamientos deletéreos: comportamientos dirigidos hacia otros individuos (cont.)

Comportamiento	*Especies*	*Situación*	*Causa*	*Consecuencia*
Masaje anal	Cerdos	Manejo intensivo	Frustración de comportamientos tales como hozar, moder, revolcarse	Heridas en el ano y región perineal (receptor)
			Contagio por imitación	Debilidad y pérdida de apetito o anorexia (receptor)
				Coprofagia y trastornos digestivos (actor)
Moder cola: canibalismo en cerdos	Cerdos	Manejo intensivo	Frustración de la actividad oral del cerdo (hozar, moder)	Heridas y hemorragias en la cola que pueden extenderse a las orejas y otras partes del cuerpo (receptor)
			Predisposición hereditaria	Infección de las heridas (receptor)
			Contagio por imitación	Progresivo debilitamiento y muerte (receptor)
			Factores estresantes del medio: densidad del grupo, temperatura, humedad, ruido, suelos inadecuados	
			Excesivos tratamientos de engorde	
Tratar a los animales del mismo sexo como pareja sexual				
Homosexualidad	Vacas	Manejo intensivo	Frustración del juego sexual	Heridas ocasionales, pérdida de peso, agotamiento en hembras
	Toros	Grupos unisexuales	Factores estresantes del medio y alta densidad	Impotencia copulante en machos
	Carneros		Suministro de hormonas (progesterona, estradiol, dietilboestrol)	
	Macho cabrío			
Tratar a otros animales como madres				
Frotar con el hocico o chupar el bajo vientre a otro	Lechones	Manejo intensivo	Destete temprano	Ingestión de pelos y orina. Disturbios en la función renal (actor)
	Becerros		Reducción de la duración del tiempo de succión (lactancia artificial)	Inflamación e infección del escroto y áreas chupadas (receptor)
				Debilidad (receptor)
Mamar en adultos	Vacas	Más frecuente en sistemas de manejo abierto	Tendencia hereditaria	Daño en las mamas (receptor)
	Toros		Contagio por imitación	Pérdida de leche (receptor)
			Mala experiencia en el destete	Cambios patológicos y deformación de las ubres (receptor)
			Deficiencias en la dieta	

Cuadro 3.–Comportamientos deletéreos: comportamientos dirigidos hacia otros individuos (cont.)

Comportamiento	*Especies*	*Situación*	*Causa*	*Consecuencia*
Otros comportamientos				
Agresividad excesiva	Toros Caballos Otros animales de granja	Diferentes condiciones de manejo	Aislamiento y confinamiento prolongado Tendencias hereditarias Experiencias negativas en la etapa juvenil Alteraciones patológicas	Daños a otros animales y al hombre

Cuadro 4.–Comportamientos deletéreos: incapacidades funcionales

Comportamiento	*Especies*	*Situación*	*Causa*	*Consecuencia*
Fallo en la función sexual				
Ausencia del comportamiento sexual en hembras (estro o celo silencioso)	Vacas Yeguas Cerdas	Manejo intensivo	Estrés social (alta densidad de grupo, inestabilidad en la jerarquía y subordinación) Otros factores estresantes del medio: ruido y temperaturas extremas	Reducción en la eficacia biológica
Ausencia de monta (impotencia somnolienta) Monta fallida (desorientación coital, impotencia copulante) en machos	Toros	Diferentes prácticas de manejo	Cría en grupos unisexuales Inexperiencia juvenil Experiencias negativas Cría en aislamiento	Reducción en la eficacia biológica y esterilidad
Fallo en la función maternal				
Rechazo neonatal Cuidado parental ineficaz	Ovejas Vacas Yeguas Cerdas Monas	Diferentes prácticas de manejo	Alta tendencia hereditaria Inexperiencia (primíparas) Intervención humana (separación temporal del recién nacido) Escasa o nula experiencia social de la madre Disturbios durante el parto	Elevada mortalidad de las crías
Canibalismo materno	Cerdas Ovejas		Hiperexcitabilidad Inexperiencia (primíparas) Imposibilidad de preparar la «cama» o «nido» Tendencias hereditarias Inadaptación (encontrarse en un sitio nuevo)	Pérdida de la camada

Cuadro 5.–Otros tipos de comportamientos deletéreos

Comportamiento	*Especies*	*Situación*	*Causa*	*Consecuencia*
Anomalías en los movimientos básicos: postura de perro sentado	Vacuno	Estabulación	Suelos inapropiados o resbaladizos	Aplastamiento de las crías
Interrumpir o modificar los movimientos de descanso	Cerdos	Confinamiento estrecho	Falta de espacio	Lesiones ortopédicas
			Debilidad	Infecciones (cistitis, nefritis y septicemia)
			Heridas	
Inactividad prolongada	Vacas	Estabulación	Frustración social	Desórdenes en el tracto urinario
	Cerdos	Inmovilidad (atados)	Falta de espacio	Lesiones ortopédicas crónicas
	Caballos	Aislamiento	Debilidad, heridas, enfermedad	
Hiperactividad	Vacuno	Alta densidad de grupo	Condiciones de manejo inapropiadas	Traumatismos
Excesiva reacción de alarma (histeria, estampidas)	Caballos Ovejas Aves de corral		Contagio por imitación	Heridas Muerte Descenso en la producción de huevos

Referencias

Adeyemo, O., y Heath, E. (1982): «Social behaviour and adrenal cortical activity in heifers». *Applied Animal Behavioural Science*, 8: 99.

Aguado, L. (Ed.) (1990): *Cognición comparada: estudios experimentales sobre la mente animal*. Madrid, Alianza.

Albon, S. D., y Clutton-Brock, T. H. (1988): «Climate and the population dynamics of red deer in Scotland». En: *Ecological changes in the uplands* (M. B. Usher y D. B. A. Thompson), pp. 93-107. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Alcock, J. (1989): *Animal Behavior*. Sunderland, Mass., Sinauer Associates.

Alexander, R. D. (1974): «The evolution of social behaviour». *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 325-383.

Alexander, R. D., y Borgia, G. (1979): «On the origin and basis of the male-female phenomenon». En: *Sexual selection and reproductive competition in insects* (M. S. Blum y N. A. Blum, eds.), pp. 417-440. Academic Press, N. Y.

Alexander, R. D., y Sherman, P. W. (1977): «Local mate competition and parental investment in social insects». *Science*, 146: 494-500

Altmann, J. (1980): *Baboon mothers and infants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Altmann, J. (1983): «Costs of reproduction in baboons». En: *Behavioral energetics: The cost of survival of vertebrates* (W. P. Aspey y S. I. Lustick, Eds.), pp. 67-88. Ohio State University Press, Columbus.

Altmann, J.; Hausfater, G., y Altmann, S. A. (1988): «Determinants of reproductive success in savannah baboons». En: T. H. Clutton-Brock, ed., *Reproductive Success*, pp. 403-418. University of Chicago Press, Chicago.

Alvarez, F., Braza, E, y San José, C. (1990): «Coexistence of territoriality and harem defense in a fallow deer population». *J. Mamm.*, 71(4): 692-695.

Allison, C. D. (1985): «Factors affecting forage intake by range ruminants: a review». *Journal of Range Management*, 38: 305-311.

Anderson, D. M., y Kothmann, M. M. (1980): «Relationship of distance traveled with diet and weather for hereford heifers». *Journal of Range Management*, 33: 217-220.

Andersson, M. (1980): «Why are there so many threat displays?». *J. theor. Biol.*, 86: 773-781.

Andersson, M. (1982): «Female choice selects for extreme tail length in a widowbird». *Nature*, 299: 818-820.

Andersson, M. (1986): «Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences». *Evolution*, 40: 804-816.

Aoki, S. (1977): «Colophina clematis (Homoptera:Pemphigidae) an aphid species with “soldiers”». *Kontyû Tokyo*, 45: 276-282

Aoki, S. (1987): «Evolution of sterile sodiers in aphids». En: *Animal Societies, Theories and Facts* (ed. Y. Itô, J. L. Brow y J. Kikkawa), 53-65. Japan Science Society Press, Tokyo.

Apollonio, M., Festa-Bianchet, M., Mari, F., y Riva, M. (1990): «Site-specific asymmetries in male copulatory success in a fallow deer lek». *Anim. Behav.*, 39, 205-212.

Arak, P. A. (1983): «Sexual selection by male-male competition in natterjack toad choruses». *Nature, Lond.*, 306: 261-262.

Arcese, P, y Smith, J. N. H.: «Phenotipic correlates and ecological consequences of dominance in song sparrows». *J. Anim. Ecol.*, 54: 817-830.

Arcese, P., y Ludwig, D. (1986): «Improving estimates of dominance based on ratios». *Condor*, 88: 106-107.

Archer, J. (1979): *Animals Under Stress*. Studies in Biology, 108. Edward Arnold, London.

Archer, J. (1988): *The Behavioural Biology of Aggression*. Cambridge, Cambridge University Press.

Archer, J. (1992): *Ethology and Human Development*. New York, Harvester Wheatsheaf.

Arias de Reyna, L. (1977): *Comportamiento competitivo-agresivo de córvidos gregarios en Andalucía*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.

Arias de Reyna, L., y Hidalgo, S. J. (1982): «An investigation into egg-acceptance by azure-winged magpies and host-recognition by great spotted cuckoo chicks». *Anim. Behav.*, 30: 819-823

Armitage, K. B. (1988): «Resources and social organization of ground-dwelling squirrels». En: *The ecology of social behavior* (C. N. Slobodchikoff, Ed.), pp. 131-155. Academic Press, San Diego.

Armstrong, T., y Robertson, R. J. (1988): «Parental investment based on clutch value: Nest desertion in response to partial clutch size in dabbling ducks». *Anim. Behav.*, 36: 941-943.

Arnold, G. W. (1987): «Influence of the biomass, botanical composition and sward height of annual pastures on foraging behaviour by sheep». *Journal of Applied Ecology*, 24: 759-772.

Arnold, G. W., y Maller, R. A. (1977): «Effects of nutritional experience in early and adult life on perfomance and a dietary habits of sheep». Applied Animal Ethology, 3: 5-26.

Arnold, G. W., y Morgan, P. D. (1975): «Behaviour of the ewe and lamb at lambing and its relationship to lamb mortality». *Applied Animal Behaviour Science*, 2: 25-46.

Arnold, S. J., y Duvall, D. (1994): «Animal mating systems: a synthesis based on selection theory». *Amer. Nat.*, 143: 317-348.

Axelrod, R., y Hamilton, W. D. (1981): «The evolution of cooperation». *Science*, 211: 1390-1396.

Baerends, G. P. (1970): «A model of the functional organisation of incubation behaviour in the herring gull». *Behav. Suppl.*, 17: 261-312.

Baerends, G. P. (1976): «The functional organization of behaviour». *Animal Behaviour*, 24: 726-38.

Baerends, G. P., y Drent, R. H. (1970): «The herring gull and its egg». *Behaviour Suppl.*, 17: 1-312.

Baerends, G. P., y Kruijt, J. P. (1973): «Stimulus selection». En R. A. Hinde y J. Stevenson-Hinde (Eds.), *Constraints on learning* (pp. 23-50): Londres: Academic Press.

Bailey, D. W.; Rittenhouse, L. R.; Hart, R. H., y Richards, R. W. (1989): «Characteristics of spatial memory in cattle». *Applied Animal Behaviour Science*, 23: 33.

Baker, G. (1993): «Models of Biological Change, Implications of Three Studies of «Lamarckian»Change». En: P. P. G. Bateson, P. H. Klopfer y N. S. Thompson (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 10, *Behavior and Evolution* (pp. 229-248). New York, Plenum.

Baker, M. C, y Fox, S. F. (1978): «Dominance, survival and enzyme polymorphism in Dark-eyed Juncos. Junco hyemalis». *Evolution*, 32: 697-741.

Bakker, R. T. (1983): «The deer flees, the wolf pursues: incongruencies in predator-prey coevolution». En: *Coevolution* (D. J. Futuyma y M. Slatkin, eds.), pp. 350-382. Sinauer, Sunderland, Mass.

Baldwin, B. A., y Meese, G. B. (1977): «Sensory reinforcement and illumination preference in the domesticated pig». *Animal Behaviour*, 25: 497-507.

Balmford, A. P. (1990): *Lekking in Uganda Kob*. Ph. D. Thesis, University of Cambridge.

Balmford, A. P. (1991): «Mate choice on leks». *Trends Ecol. Evol.*, 6: 87-92.

Balph, D. F.; Balph, M. H., y Malechek, J. C. (1989): «Cues cattle use to avoid stepping on crested wheatgrass tussocks». *Journal of Range Management*, 45: 376-377.

Balph, M. H. (1977): «Winter social behaviour of dark-eyed juncos: communication, social organization, and ecological implications». *Anim. Behav.*, 25: 859-884.

Balph, M. H. (1979): «Flock stability in relation to social dominance and agonistic behavior in wintering dark-eyed juncos». *Auk*, 96: 714-722.

Balph, M. H., Balph, D. E, y Romesburgh, H. C. (1979): «Social status signaling in winter flocking birds: an examination of a current hypothesis». *Auk*, 96: 78-93.

Barash, D. P. (1974): «The evolution of marmot societies: a general theory». *Science*, 185: 415-420.

Barash, D. P. (1976): «The male response to apparentfemale adultery in the mountain bluebird», *Sialia currucoides*: An evolutionary interpretation. *American Naturalist*, 110: 1097-1101

Barash, D. P. (1982): *Sociobiology and behavior*. Elsevier, Amsterdam.

Barlow, G. W. (1977): «Modal action patterns». En T. A. Sebeok (Eds.), *How animals communicate* (pp. 98-134): Bloomington: Indiana University Press.

Barlow, G. W. (1981): «Genetics and Development of Behavior, with special reference to the patterned motor output». En: K. Immelmann, G. W. Barlow, L. Petrinovich, y M. Main (Eds.), *Behavioral Development, The Bielefeld Interdisciplinary Project* (pp. 191-251). Cambridge, Cambridge University Press.

Barlow, G. W. (1989): «Has Sociobiology Killed Ethology or Revitalized It?». En: P. P. G. Bateson y P. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 8, *Whither Ethology?* (pp. 1-45). New York, Plenum.

Barnett, J. L.; Hensworth, P. H., y Hand, A. M. (1982): «Effects of chronic stress on some blood parameters in the pig». *Applied Animal Behaviour Science*, 9: 273-277.

Barrett, R. H. (1982): «Habitat preferences of feral hogs, deer, and cattle on a Sierra Foothill range 1982». *Journal of Range Management*, 35: 342-346.

Barrette, C. (1987): «Dominance cannot be inherited». *Trends Ecol. Evol.*, 2: 251.

Bart, J., y Tornes, A. (1989): «Importance of monogamous male birds in determining reproductive success». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24; 109-116.

Barton, E. P.; Donaldson, S. L.; Ross, M. y Albright, J. L. (1974): «Social rank and social index as related to age, body weight and milk production on dairy cocas». *Proc. Indiana Acad. Sci.*, 83: 473.

Bartz, S. H. (1979): «Evolution of eusociality in termites». *Proc. Natn. Acad. Sci. USA*, 76: 5764-5768.

Basolo, A. L. (1991): «A phylogenetic analysis of female mating preferences in a genus of poeciliid fish». *Science*, 253: 1426-1427.

Bastock, M. (1956): «A gene mutation with changes a behavior pattern». *Evolution*, 10: 421-439.

Bateman, A. J. (1948): «Intra-sexual selection in *Drosophila*». *Heredity*, 2: 349-368.

Bateson, P. P. G., Martin, P., y Young, M. (1981): «Effects of Interrupting cat Mothers' lactation with Bromocriptine on the Subsequent Play of their Kittens». *Physiology and Behavior*, 27: 841-845.

Bateson, P. P. G. (1981): «Discontinuities in Development and Changes in the Organization of Play in Cats». En: K. Immelmann, G. W. Barlow, L. Petrinovich, y M. Main (Eds.), *Behavioral Development* (pp. 281-295). Cambridge, Cambridge University Press.

Bateson, P. P. G. (1991): «Assessment of pain in animals». *Anim. Behav.*, 42: 827-839.

Bateson, P. P. G. (Ed.) (1991a): *The development and integration of behaviour. Essays in honour of Robert Hinde*. Cambridge, Cambridge University Press.

Bateson, P. P. G. (1991b): «Levels and Processes». En: P. P. G. Bateson (Ed.), *The development and integration of behaviour. Essays in honour of Robert Hinde* (pp. 3-16). Cambridge, Cambridge University Press.

Bateson, P. P. G. (1992): «Introduction». En P. Bateson y M. Gomendio (Eds.). *Behavioral mechanisms in evolutionaryperspective (international workshop)* (pp. 9-12). Madrid: Fundación Juan March.

Bateson, P. P. G., y Klopfer, P. H. (1989): «Preface». En P. P. G. Bateson y P. H. Klopfer (Eds.): *Perspectives in Ethology*, vol. 8, *Whither Ethology?* (pp. v-viii): New York: Plenum.

Bateson, P. P. G., y Klopfer, P. H. (Ed.) (1991): *Perspectives in Ethology*, vol. 9, *Human understanding and animal awareness.* New York: Plenum.

Bateson, P. P. G., y Young, M. (1981): «Separation from the Mother and the Development of Play in Cats». *Animal Behaviour*, 29: 173-180.

Beaver, B. V., y Amoss, M. S. (1982): «Aggressive behavior associated with naturally elevated serum testosterone in mares». *Applied Animal Behavioural Science*, 8: 425-428.

Beck, B. (1980): *Animal tool behavior*. N. York, Garland.

Beehler, B., y Foster, M. S. (1988): «Hotshots, hotspots and female preference in the organization of lek mating systems». *Am. Nat.*, 131: 203-219.

Beilharz, R. G., y Zeeb, K. (1981): «Applied ethology and animal welfare». *Applied Animal Behaviour Science*, 7: 3-10.

Bekoff, A. (1981): «Behavioral Embryology of Birds and Mammals, Neuroembryological Studies of the Development of Motor Behavior». En: K. Immelmann, G. W. Barlow, L. Petrinovich, y M. Main (Eds.), *Behavioral Development* (pp. 152-163). Cambridge, Cambridge University Press.

Bekoff, M., y Byers, J. A. (1981): «A Critical Reanalysis of the Ontogeny and Phylogeny of Mammalian Social and Locomotor Play, an Ethological Hornet's Nest». En: K. Immelmann, G. W. Barlow, L. Petrinovich, y M. Main (Eds.), *Behavioral Development* (pp. 296-337). Cambridge, Cambridge University Press.

Bekoff, M. y Byers, J. A. (1985): «The Development of Behavior from Evolutionary and Ecological Perspectives in Mammals and Birds». *Evolutionary Biology*, 19: 215-286.

Bekoff, M., y Scott, A. C. (1989): «Aggression, dominance, and social organization in Evening Grosbeaks». *Ethology*, 83: 177-194.

Belovsky, G. E. (1978): «Diet optimization in a generalist herbivore: the moose». *Theoretical Population Biology*, 14: 105-134.

Belovsky, G. E. (1984): «Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models». *American Naturalist*, 124: 97-115.

Bell, G. (1980): «The costs of reproduction and their consequences». *Am. Nat.*, 116: 45-76.

Bell, G. (1982): *The masterpiece of nature*. Berkeley: University of California Press.

Beninger, R. J.; Kendall, S. B., y Vanderwolf, C. H. (1974): «The ability of rats to discriminate their own behaviours». *Canadian Journal of Psychology*, 28: 79.

Benkman, C. W. (1988): «Flock size, food dispersion, and the feeding behavior of crossbills». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23: 167-175.

Bentley, D. R., y Hoy, R. R. (1972): «Genetic controlof the neuronal network generating cricket (*Teleogryllus gryllus*) song pattern». *Anim. Behav.*, 20: 478-492

Berglund, A.; Rosenqvist, G., y Svensson, I. (1986): «Reversed sex roles and parental energy investment in zygotes of two pipefish (*Syngnathidae*) species». *Mar. Ecol. Progress*, 29: 209-215.

Berglund, A.; Rosenqvist, G., y Svensson, I. (1989): «Reproductive success of females limited by males in two pipefish species». *Am. Nat.*, 13: 506-516.

Beuchamp, Yamazaki y Boyse (1985): «Reconocimiento quimiosensorial de la individualidad genética. Investigacion y ciencia». Sept.

Bishop, D. T. y Cannings, C. (1978): «A generalised war of attrition». *J. Theor. Biol.*, 70: 85-124.

Bishop, J. P.; Froseth, J. A.; Verettoni, H. N., y Noller, H. (1975): «Diet and perfomance of sheep on rangeland in semiarid Argentina». *Journal of Range Management*, 28: 52-55.

Blair, W. F. (1958): «Mating calls in the speciation of anuran amphibians». *Am. Nat.*, 92: 27-51.

Blaustein, A. R., y O'hara, P. R. (1972): «Genetic control for sibling recognition». *Nature*, 290: 246-248.

Blohowiak, C. C.; Siegel, P. B., y Van Krey, H. P. (1980): «Sexual behavior of dwarf and normal genotypes in divergent growth lines of chickens». *Applied Animal Behaviour Science*, 6: 189-191.

Boag, D. A, y Alway. J. H. (1981): «Heritability of dominance status among Japanese quail: a preliminary report». *Can. J. Zool.*, 59: 441-444.

Bolhuis, J. J. (1991): «Mechanisms of Avian Imprinting, a review». *Biological Reviews*, 66, 303-345.

Boorman, S. A., y Levitt, P. R. (1972): «Group selection on the boundary of a stable population». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 69: 2711-2713.

Boorman, S. A., y Levitt, P. R. (1973): «Group selection on the boundary of a stable population». *Theorical Population Biology*, 4: 85-128.

Borgia, G. (1985): «Bower quality, number of decorations and mating success of malo satín bowerbirds (*Ptilinorynchus violaceus*): an experimental analysis». *Anim. Behav.*, 33: 266-271.

Bowlby, J. (1969): *Attachment and Loss*, vol. 1, *Attachment*. London, Hogarth Press.

Boyce, M. S. (1981): «Beaver life-history responses to exploitation». *J. Appl. Ecol.*, 18: 749-753.

Boyce, M. S. (Ed.) (1988): *Evolution of life histories of mammals. Theory and pattern*. Yale University Press, New Haven, Conn.

Boyce, M. S., y Perrins, C. M. (1987): «Optimizing great tit clutch size in a fluctuating environment». *Ecology*, 68: 142-153.

Boyd, R, y Silk, J. B. (1983): «A method for assining cardinal dominance ranks». *Anim. Behav.*, 31: 45-58.

Bradbury, J. W. (1977): «Lek mating behavior in the hammer-headed bat». *Z. Tierpsychol.*, 45: 225-255.

Bradbury, J. W. (1981): «The evolution of leks». En: *Natural Selection and Social Behaviour* (ed. R. D. Alexander y D. Tinkle). Chiron Press, New York.

Bradbury, J. W., y Andersson, M. B. (1987): *Sexual selection: Testing the alternatives*. Wiley, Chichester.

Bradbury, J. W., y Gibson, R. M. (1983): «Leks and mate choice». En: *Mate choice*, ed. P. P. G. Bateson, 109-38. Cambridge, Cambridge University Press.

Bradbury, J. W.; Vehrencamp, S. L., y Gibson, R. M. (1989): «Dispersion of displaying male sage grouse. I: Patterns of temporal variation». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24: 1-14.

Brake, S. C., Shair, H. y Hopfer, M. A. (1988): «Exploiting the Nursing Niche, The Infant's Sucking and Feeding in the Context of the Mother-Infant Interaction». En: E. M. Blass (Ed.), *Handbook of Behavioral Neurobiology*, vol. 9, *Developmental Psychobiology and Behavioral Ecology* (pp. 347-388). New York, Plenum.

Breedlove (1992): «Sexual Differentiation of the Brain and Behavior». En: J. B. Becker, S. M. Breedlove, y D. Crews (Eds.), *Behavioral Endocrinology* (pp. 39-68). Cambridge, Massachusetts, The Mit Press.

Broadhurst, P. L. (1960): «Abnormal animal behaviour». En: *Handbook of Abnormal Psychology*. H. J. Eysenck. Pitman, London.

Brockmann, H. J.; Grafen, A., y Dawkins, R. (1979): «Evolutionarily stable nesting strategy in a digger wasp». *J. Theor. Biol.*, 77: 473-496.

Bronson, E H. (1985): «Mammalian reproduction: An ecological perspective». *Biol. Reprod.*, 32: 1-26.

Brooke, M. de L., y Davies, N. B. (1988): «Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts». *Nature*, 335: 630-632.

Broom, D. M. (1978): «The development of behaviour. The development of social behaviour in calves». *Applied Animal Behavioural Science*, 4: 285.

Broom, D. M., y Leaver, J. D. (1978): «Effect of group rearing of partial isolation on later social behaviour of calves». *Animal Behaviour*, 26: 1255-1263.

Brown, J. L. (1974): «Routes to sociality in Jays – with a theory for the evolution of altruism and communal breeding». *Am. Zool.*, 14: 63-80.

Brown, J. L. (1975): *The Evolution of Behavior*. Norton, Nueva York.

Bruce, H. M. (1959): «An exteroceptive block to pregnancy in the mouse». *Nature, Lond.*, 184: 105

Bryant, D. M. (1979): «Reproductive costs in the house martin». *J. Anim. Ecol.*, 48: 655-675.

Bryant, E C., y Farfan, R. D. (1984): «Dry season forage selection by Alpaca (*Lama pacos*) in Southern Peru». *Journal of Range Management*, 37: 330-333.

Bryant, M. J., y Ewbank, R. (1972): «Some effects of stocking rate and group size upon agonsitc behaviour in groups of growing pigs». *British Veterinary Journal*, 128: 64-70.

Buckle, G. R., y Greenberg, L. (1981): «Nestmate recognition in sweet bees (*Lasioglossum zephyrum*): does an individual recognize its own odour or only odours of its nestmates?». *Anim. Behav.*, 29: 802-809.

Bulmer, M. G., y Taylor, P. D. (1981): «Worker-queen conflict and sex ratio theory in social Hymenoptera». *Heredity*, 47: 197-207.

Burgess, J. W. (1976): «Social spiders». *Scient. Am. March*, 100-6.

Burke, T.; Davies, N. B.; Bruford, M. W., y Hatchwell, B. J. (1989): «Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks *Prunella modularis* related to paternity by DNA finger-printing». *Nature*, 338: 249-251.

Burley, N. (1982): «Facultative sex ratio manipulation». *Am. Nat.*, 120: 81-107.

Burley, N. (1988): «The differential allocation hypothesis: An experimental test». *Am. Nat.*, 132: 611-628.

Burrell, G. C. (1982): «Winter diets ofMule deer in relation to bitterbrush abundance». *Journal of Range Management*, 35: 508-510.

Burritt, E. A., y Provenza, F. D. (1987): *Ability of lambs to discriminate between safe and harmful foods*. Libro de Resúmenes, 40th Annual Meeting of the Society of Range Management, Boise, Idaho.

Byers, J. A., y Moodie, J. B. (1990): «Sex specific maternal investment in pronghorn and the question of a limit on differential provisioning in ungulates». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 26: 157-164.

Cairns, R. B., Gariépy, J. J., y Hood, K. E. (1990): «Development, Microevolution, and Social Behavior». *Psychological Review*, 97: 49-65.

Calder, W. A. III (1984): *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Calow, P. (1979): «The cost of reproduction – a physiological approach». *Biol. Rev.*, 54: 23-40.

Campitelli, S.; Carenzi, C., y Verga, M. (1982): «Factors which influence parturition in the mare and development of the foal». *Applied Animal Behaviour Science*, 9: 7-14.

Candland, D. K., y Bloonquist, D. W. (1965): «Interspecies comparisons of reliability of dominance orders». *Journal of Comparative Physiological Psychology*, 59: 135-137.

Cannon, W. B. (1929): Bodily Changes in Pain. Hunger. Fear and Cage; an Account of Recents Researchs into the Function of Emotional Excitement. Appleton, New York.

Canon, S. K.; Urness, P. J., y DeByle, N. V. (1987): «Habitat selection, foraging behavior and dietary nutrition of Elk in burned aspen forest». *Journal of Range Management*, 40: 433-438.

Caraco, T. (1979): «Time budgeting and group size a theory (and a test of a theory)». *Ecology*, 60: 611-627.

Caraco, T.; Blanckenhorn, W. U.; Gregory, G. M.; Newman, J. A.; Recer, G. M., y Zwicker, S. M. (1990): «Risk sensitivity: ambient temperature affects foraging choice». *Animal Behaviour*, 39: 338-345.

Caraco, T.; Martindale, S., y Pulliam, H. R. (1980): «Avian flocking in the presence of a predator». *Nature*, 285: 400-401.

Carenze, C.; Canali, E.; Sesanal, L., y Gastaldi, C. (1987): *Relationship between changing group membership and milk production in dairy cows*. Libro de resúmenes de la XX Conferencia Etologica Internacional, agosto de 1987, Madison, p. 28.

Carlisle, T. R. (1982): «Brood success in variable environments: Implications for parental care allocation». *Anim. Behav.*, 30: 824-836.

Carlisle, T. R. (1985): «Parental response to brood size in a cichlid fish». *Anim. Behav.*, 33: 234-238.

Carlson, A., y Moreno, J.(1981): «Central place foraging in the wheatear (*Oenanthe oenanthe*): an experimental test». *J. Anim. Ecol.*, 50: 917-924.

Carpenter, L. H.; Wallmo, O. C., y Gill, R. B. (1979): «Forage diversity and dietary selection by wintering mule deer». *Journal of Range Management*, 32: 226-229.

Carranza, J. (1992): «Lekking in red deer? - A comment on the concept of lek». *Etología*, 2: 83-90.

Carranza, J. (en prensa): *The evolution of litter size in mammals: a role for sexual selection*.

Carranza, J.; Alvarez, F., y Redondo, T. (1990): «Territoriality as a mating strategy in red deer». *Anim. Behav.*, 40: 79-88.

Carranza, J.; Fernández-Llario, P., y Gomendio, M. (en prensa). *Correlates of territoriality in rutting red deer*.

Carranza, J., e Hidalgo, S. J. (1993): «Condition-dependence and sex traits in the male Great Bustard». *Ethology*, 94: 187-200.

Carranza, J.; Hidalgo, S. J., y Ena, V. (1989): «Mating system flexibility in the great Bustard: a comparative study». *Bird Study*, 36: 192-198.

Cassini, M. H., y Hermitte, G. (1992): «Patterns of environmental use by cattle and consumption of supplemental food blocks». *Applied Animal Behaviour Science*, 32: 297-312.

Catchpole, C. K. (1980): «Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*». *Behaviour*, 74: 149-166.

Clark, A. B. (1978): «Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate». *Science*, 201: 163-165.

Clutton-Brock, T. H. (1984): «Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals». *Am. Nat.*, 123: 212-229.

Clutton-Brock, T. H. (1985): «Birth sex ratios and the reproductive success of sons and daughters». En: *Evolution. Essays in honour of John Maynard Smith* (P. J. Greenwood, P. H. Harvey y M. Slatkin, Eds.), pp. 221-235. Cambridge University Press, Cambridge.

Clutton-Brock, T. H. (Ed.) (1988): *Reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago.

Clutton-Brock, T. H. (1989): «Mammalian mating systems». *Proc. Roy. Soc. Land. B.*, 235: 339-372.

Clutton-Brock, T. H. (1991): *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.

Clutton-Brock, T. H., y Albon, S. D. (1979): «The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement». *Behaviour*, 69: 145-170.

Clutton-Brock, T. H., y Albon, S. D. (1982): «Parental investment in male and female offspring in mammals». En: *Current problems in sociobiology* (Kings College Sociobiology Group, Eds.), pp. 223-247. Cambridge University Press, Cambridge.

Clutton-Brock, T. H.; Albon, S. D.; Gibson, R. M., y Guinness, F. E. (1979): «The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.)». *Anim. Behav.*, 27: 211-225.

Clutton-Brock, T. H.; Albon, S. D., y Guinness, F. E. (1984): «Maternal dominance, breeding success, and birth sex ratios in red deer». *Nature*, 308: 358-360.

Clutton-Brock, T. H.; Albon, S. D., y Guinness, F. E. (1986): «Great expectations: maternal dominance, sex ratios, and offspring reproductive success in red deer». *Anim. Behav.*, 34: 460-471.

Clutton-Brock, T. H.; Albon, S. D., y Guinness, E E. (1988a): «Reproductive success in male and female red deer». En: *Reproductive Success* (Ed. by T. H. Clutton-Brock), pp. 325-343. Chicago, Chicago Univ. Press.

Clutton-Brock, T. H.; Albon, S. D., y Guinness, E E. (1989): «Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals». *Nature*, 337: 260-262.

Clutton-Brock, T. H.; Deutsch, J. C., y Nefdt, J. C. (1993): «The evolution of ungulate leks». *Anim. Behav.*, 46: 1121-1138.

Clutton-Brock, T. H.; Green, D.; Hiraiwa-Hasegawa, M., y Albon, S. D. (1988b): «Pasing the buck: resource defence, lek breeding and mate choice in fallow deer». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23: 281-296.

Clutton-Brock, T. H.; Guinness, E E., y Albon, S. D. (1982): *Red deer: The behaviour and ecology of two sexes*. University of Chicago Press, Chicago.

Clutton-Brock, T. H., y Harvey, P. H. (1977): «Primate ecology and social organization». *J. Zool., Lond.*, 205: 547-565.

Clutton-Brock, T. H.; Hiraiwa-Hasegawa, M., y Robertson, A. (1989b): «Male choice on fallow deer leks». *Nature, Lond.*, 340: 463-465.

Clutton-Brock, T. H., y McComb, K. (1993): «Experimental tests of copying and mate choice in fallow deer (*Dama dama*)». *Behav. Ecol.*, 3: 191-193.

Clutton-Brock, T. H., y Vincent, A. C. J. (1991): «Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females». *Nature*, 351: 58-60.

Cockburn, A. (1988): *Social behaviour in fluctuating populations*. Croom Helm, London.

Cochran, P. A. (1987): *Optimal digestion in batch-reactorgut: the analogy to partial prey consumption*.

Colgan, P. (1989): *Animal motivation*. Londres, Chapman and Hall.

Colmenares, F. (1994a, en prep.): *Comportamiento Animal y Humano, Una Aproximación Etológica*. Alianza Psicología, Madrid.

Colmenares, F. (1994b, en prep.): *Introducción a la Etología, Fundamentos y Sistema Conceptual*. C.E.P.E., Madrid.

Congdon, J. D.; Dunham, A. E., y Tinkle, D. W. (1982): «Energy budgets and life histories of reptiles». En: *Biology of reptilia* (C. Gans y F. Billet, Eds). Academc Press, New York.

Connor, T. C. (1986): «Pseudo-reciprocity: investing in mutualism». *Anim. Behav.*, 34: 1562-1566.

Cook, R. E. (1966): «Factors affecting utilization of mountain slopes by cattle». *Journal of Range Management.*, 19: 200-204.

Coppinger, R.; Lorenz, J.; Glendinning, J., y Pinardi, P. (1983): «Atterntiveness of guarding dogs for reducing predation on domestic sheep». *Journal of Range Management*, 36: 275-279.

Costa, D. P., y Gentry, R. L. (1986): «The ranging and reproductive energetics of the northern fur seal». En: *Fur seals: Maternal strategies on land and at sea* (R. L. Gentry y G. L. Kooyman, Eds.). Princeton University Press, Princeton, N. J.

Cowie, R. J. (1977): «Optimal foraging in great tits (*Parus major*)». *Nature*, 268: 137-139.

Craig, W. (1918): «Appetites and Aversions as Constituents of Instincts». *Biol. Bull.*, 34: 91-107.

Creel, S. R. (1986): *The effects of neonatal social isolation on the behaviour and endocrine function of Holstein calves*. Ms. thesis, West Lafayette, Indiana, Purdue University.

Cristol, D. A.; Nolan, V., Jr, y Ketterson, E. D.: «Effect of prior residence on dominance status of dark-eyed juncos, Junco hyemalis». *Anim. Behav.*, 40: 580-586.

Cronin, E. W., y Sherman, P. W. (1977): «A resource-based mating system: the orange-rumped honay guide». *Living Bird*, 15: 5-32.

Cronin, G. M.; Wiepkema, P. R., y Van Ree, J. M. (1985): «Endogenous opioids are involved in abnormal stereotyped behaviours of tethered socas». *Neuropeptides*, 6: 527-530.

Crozier, R. M., y Luykx, P. (1985): «The evolution of termites eusociality is unlikely to have been based on a male-haploid analogy». *Amer. Natur.*, 126: 867-869.

Cullis, C. (1984): «Environmentally Induced DNA Changes». En: J. W. Pollard (Ed.), *Evolutionary Theory, Paths into the Future* (pp. 203-216). New York, Wiley.

Cunningham, D. L.; Van Tienhoven, A., y de Goeijen, F. (1987): «Dominance rank and cage density effects on perfomance traits, feeding activity and plasma corticosterone levels of laying hens (*Gallus domesticus*)». *Applied Animal Behavioural Science*, 17: 139.

Curio, E. (1983): «Why do young birds reproduce less well?». *Ibis*, 125: 400-404.

Currie, P. O.; Reichert, D. W.; Malechek, J. C., y Wallmo, O. C. (1977): «Forage selection comparisons for mule deer and cattle under managed ponderosa pine». *Journal of Range Management*, 30: 352-356.

Chagnon, N. A. (1968): *Yanomamo: the fierce people*. New York: Holt, Rinehart and Winston.

Chalmers, N. (1983): «The Development of Social Relationships». En: T. R. Halliday y P. J. B. Slater (Eds.), *Animal Behaviour*, vol. 3, *Genes, Development and Learning* (pp. 114-148). Oxford, Blackwell.

Chapman, R. F., y Blaney, W. M. (1979): «How Animals perceive secondary compounds». En: G. A. Rosenthal y D. H. Janzen (Eds.), *Herbivores: Their interactions with Secondary Plant Metabolits*. New York: Academic Press, pp. 161-198.

Charlesworth, B. (1980): *Evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press, Cambridge.

Charnov, E. L. (1976a): «Optimal foraging: the marginal value theorem». *Theor. Popul. Biol.*, 9: 129-136.

Charnov, E. L. (1976b): «Optimal foraging: attack strategy of a mantid». *American Naturalist*, 110: 141-151.

Charnov, E. L., y Krebs, J. R. (1974): «On clutch size and fitness». *Ibis*, 116: 217-219.

Chase, I. D. (1980): «Cooperative and non-cooperative behavior in animals». *Am. Nat.*, 115: 827-857.

Chevalier-Skolnikov, S. (1989): «Spontaneous Tool-use and Sensorimotor Intelligence in Cebus compared to other Monkeys and Apes». *Behavioral and Brain Sciences*, 12: 561-627.

Daly, M. (1979): «Why don't male mammals lactate?». *J. Theor. Biol.*, 78: 325-345.

Daly, M., y Wilson, M. (1983): *Sex, Evolution, and Behavior*. Second Edition. Boston: Willard Grant Press.

Dantzer, R. (1986): «Behavioural, physiological and functional aspects of stereotyped behaviour: a review and a reinterpretation». *J. Anim. Sci.*, 62: 1776-1786.

Dantzer, R., y Mormede, P. (1983): «De-arousal properties of stereotyped behaviour: evidence from pituitary-adrenal correlattes in pigs». *Applied Animal Behavioural Science*, 10: 233-244.

Darwin, C. (1859): *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. John Murray, Londres.

Darwin, C. (1871): *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray, Londres.

Darwin, C. (1872): *The Expression of Emotions in Man and Animals*. Murray, Londres.

Darwin, C. (1877): «A biographical sketch of an infant». *Mind*, 2: 285-294.

Dasser, V. (1988): «A social concept in Java monkeys». *Anim. Behav.*, 36: 225-230.

Davies, N. B. (1978): «Territorial defense in the speckled wood butterfly (Parage aegeria): The resident always wins». *Anim. Behav.*, 26: 138-47.

Davies, N. B., y Brooke, M. de L. (1988): «Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations». *Anim. Behav.*, 36: 262-284.

Davies, N. B., y Halliday, T. M. (1978): «Deep croaks and fighting assessment in toads». *Bufo bufo. Nature, Lond.*, 274: 683-5.

Davies, N. B., y Houston, A. I. (1986): «Reproducitve success of dunnocks *Prunella modularis* in a variable mating system. II. Conflicts of interest among breeding adults». *J. Anim. Ecol.*, 55: 139-154.

Davis, J. W. F., y O'Donald, P. (1976): «Sexual selection for a handicap: a critical analysis of Zahavi's model». *J. Theor. Biol.*, 57: 345-354.

Dawkins, M. S. (1977): «Do hens suffer in battery cages? Environmental preferences and welfare». *Anim. Behav.*, 25: 1034-1046.

Dawkins, M. S. (1980): *Animal Suffering: The Science of Animal Welfare*. New York: Chapman and Hall.

Dawkins, M. S. (1983): «Battery Hens name Their price: Consumer Demand Theory and the measuremente of Ethological needs». *Anim. Behav.*, 31: 1195-1205.

Dawkins, M. S. (1986): *Unravelling animal behaviour*. Londres, Longman.

Dawkins, M. S., y Guilford, T. (1991): «The corruption of honest signalling». *Anim. Behav.*, 41: 865-873.

Dawkins, R. (1968): «The ontogeny of a pecking preference in domestic chicks». *Z. f. Tierpsychol.*, 25: 170-186

Dawkins, R. (1982): *The extended phenotype*. Oxford University Press, Oxford.

Dawkins, R. (1986): *The blind watchmaker*. Longman, London.

Dawkins, R., y Carlisle, T. R. (1976): «Parental investment, mate desertion and a fallacy». *Nature, London*, 262: 131-133.

Dawkins, R., y Krebs, J. R. (1978): «Animal signals: information' or manipulation?». En: *Behavioural ecology. An evolutionary approach* (J. R. Krebs y N. B. Davies, eds.), pp. 282-312. Blackwell, Oxford.

Dawkins, R., y Krebs, J. R. (1979): «Arms races between and within species». *Proc. R. Soc. Lond. B*, 205:489-511.

Dellmeier, G. R. (1988): «Motivation in relation to the welfare of enclosed livestock». *Applied Animal Behavioural Science*, 22: 129-138.

Desrochers, A. (1989): «Sex, dominance, and microhabitat use in wintering black-capped chickadees: a field experiment». *Ecology*, 70: 636-645.

Desrochers, A.; Hannon, S. J., y Nordin. K. E. (1988): «Winter survival and territory acquisition in a northern population of Black-capped Chickadees». *Auk*, 105: 727-736.

Dickinson (1980): *Contemporary Animal Learning Theory*. Cambridge, Cambridge University Press.

Dimmick, C. R., y Nicolaus, L. K. (1990): «Efficiency of conditioned aversion in reducing de predation by crows». *Journal of Applied Ecology*, 27: 200-209.

Dixon, K. L. (1949): «Behavior of the Plain Titmouse». *Condor*, 51: 110-136.

Dobzhansky, T.; Ayala, F.; Stebbins, G. L., y Valentine, J. W. (1980): *Evolución*. Barcelona, Edicones Omega, S. A.

Doré, F., y Dumas, C. (1987): «Psychology of animal cognition: Piagetian studies». *Psychological Bulletin*, 102(2): 219-233.

Downhower, J. F., y Armitage, K. B. (1971): «The yellow-bellied marmot and the evolution of polygyny». *Amer. Natur.*, 105: 355-370.

Drent, R. H., y Daan, S. (1980): «The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding». *Ardea*, 68: 225-252.

Drickamer, L. C., y Vessey, S. H. (1986): *Animal behavior: Concepts, processes, and methods*. Beltmon, California. Wadsworth Publishing Company.

Drickamer, L. C. y Vessey, S. H. (1992): *Animal Behavior. Mechanisms, Ecology and Evolution*. Dubuque, IA, Wm. C. Brown.

Drummond, H., y Garcia, C. C. (1989): «Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed booby». *Anim. Behav.*, 37: 806-819.

Dugatkin, L. A. (1991): «Dynamics of the TIT FOR TAT strategy during predator inspection in the guppy (*Poecilia reticulata*)». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29(2): 127-132.

Dugatkin, L. A., y Alfieri, M. (1991): «Guppies and the TIT FOR TAT strategy: Preference based on past interaction». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28(4): 243-246.

Dugatkin, L. A., y Godin, J. J. (1993): «Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects». *Behav. Ecol.*, 3: 289-292.

Dunbar, R. I. M. (1984): *Reproductive decisions: An economic analysis of gelada baboon social strategies*. Princeton: Princeton University Press.

Dunbar, R. I. M. (1988): *Primate Social Systems*. London, Croom Helm.

Dunbar, R. I. M., y Dunbar, P. (1988): «Maternal time budgets of gelada baboons». *Anim. Behav.*, 36: 970-980.

Duncan, I. J. H. (1978): «The interpretation of preference tests in animal behaviour». *Applied Animal Ethology*, 4, 197-200.

Duncan, I. J. H., y Petherik, J. C. (1989): «Cognition: the implications for animal welfare». *Applied Animal Behavioural Science*, 24: 81-87.

Duncan, I. J. H., y Poole, T. B. (1990): «Promoting the welfare of farm and captive animals». En: *Managing the Behaviour of Animals* (Edit. por Pat Monaghan and David Wood-Gush), Chapman and Hall, London.

Duncan, I. J. H.; Savory, C. J., y Wood-Gush, D. G. M. (1978): «Observations on the reproductive behaviour of domestic fowl in the wild». *Applied Animal Behavioural Science*, 4: 29-42.

Duncan, I. J. H., y Wood-Gush, D. G. M. (1972): «Thwarting of feeding behaviour in the domestic fowl». *Anim. Behav.*, 20: 444-451.

Duncan, P. (1983): «Determinants of the use of habitat by horses in a mediterranean wetland». *Journal of Animal Ecology*, 52: 93-109.

Duncan, P., y Vigne, N. (1979): «The effect of group size in horses on the rate of attacks by blood-sucking flies». *Anim. Behav.*, 27: 623-625.

Durham, A. J., y Kothmann, M. M. (1977): «Forage availability and cattle diets on the Texas coastal prairie». *Journal of Range Management*, 30: 103-106.

Eberhard, W. G. (1977): «Aggressive chemical mimicry by a bolas spider». *Science*, 198: 1173-1175.

Edge, W. D.; Les Marcum, C., y Olson-Edge, S. L. (1988): «Summer habitat selection by elk in Western Montana: a multivariate approach». *Journal of Wildlife Management*, 51: 844-851.

Eisenberg, J. (1981): *The mammalian radiations*. University of Chicago Press, Chicago.

Ekman, J. (1979): «Coherence, composition and territories of winter social groups of the Willow Tit (*Parus montanus*) and the Crested Tit (*P. cirstatus*)». *Ornis Scand.*, 10: 56-68.

Ekman, J. (1986): «Tree use and predator vulnerability of wintering passerines». *Ornis Scand.*, 17: 6261-267.

Ekman, J. (1987): «Exposure and time use in willow tit flocks: the cost of subordination». *Anim. Behav.*, 35: 445-452.

Ekman, J. (1989a): «Group size in dominance-structured populations». *Ornis Scand.*, 20: 86-88.

Ekman, J. (1989b): «Ecology of non-breeding social systems of Parus». *Wilson Bull.*, 101: 263-288.

Ekman, J., y Askenmo, C. E. H. (1984): «Social rank and habitat use in willow tit groups». *Anim. Behav.*, 32: 508-514.

Ekman, J., y Askenmo, C. (1986): «Reproductive cost, age specific survival and a comparison of the reproductive strategy in two european tits (*Genus Parus*)». *Evolution*, 40: 159-168.

Ekman, J.; Cederholm, G, y Askenmo, C. (1981): «Spacing y Survival in winter groups of willow tits pares montanus y crested tits P. cccccristatus: a removal study». *J. Amin. Ecology*, 50: 1-9.

Ekman, J., y Hake, M. (1988): «Avian flocking reduces starvation risk: an experimental demonstration». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22: 91-94.

Elgar, M. A. (1986): «House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if the resources are divisible». *Anim. Behav.*, 34: 169-174.

Emlen, S. T.; Emlen, J. M., y Levin, S. A. (1986): «Sex-ratio selection in species with helpers-at-the-nest». *Amer. Nat.*, 127: 1-8.

Emlen, S. T., y L. W. Oring. (1977): «Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems». *Science*, 197: 215-223.

Enquist, M. (1985): «Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour». *Anim. Behav.*, 33: 1152-1161.

Enquist, M., y Arak, A. (1993): «Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses». *Nature*, 361: 446-448.

Enquist, M.; Plane, E., y Raed, J. (1985): «Aggressive communication in fulmars (*Fulmarus glacialis*) competing for food». *Anim. Behav.*, 33: 1007-1020.

Erichsen, J. T.; Krebs, J. R., y Houston, A. I. (1980): «Optimal foraging and cryptic prey». *J. Anim. Ecol.*, 49: 271-276.

Eshel, I. (1981): «Evolutionarily stable strategies and viability selection in Mendelian populations». *Theor. Pop. Biol.*, 22: 204-17.

Everitt, J. H.; Gonzales, C. L.; Scott, G., y Dahl, B. E. (1981): «Seasonal food preferences of cattle on native range in the South Texas plains». *Journal of Range Management*, 34: 384-388.

Fagen, R. M. (1981): *Animal Play Behavior*. New York, Oxford University Press.

Falt, B. (1978): «Differences in aggressiveness between broodedand non-brooded domestic chicks». *Applied Animal Behaviour Science*, 4: 211-221.

Feekes, F. (1972): «Irrelevant ground pecking in agonistic situations in Burmese Red Junglefowl (*Gallus gallus spadicens*)». *Behaviour*, 43: 186.

Feinsinger, P. (1983): «Coevolution and pollination». En: *Coevolution* (D. J. FitzGibbon, C. D., y J. H. Fanshawe. 1983. «Stotting in Thomson's gazelles: an honest signal of condition». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23: 69-74).

Fenn, M. G. P.: «Tew TE y MacDonald WM 1987. Rats movements and control on an Oxfordshire farm». *Journal of Zoology*, 213: 745-749.

Fenwick, D. C., y Green, D. J. (1986): «The effects of handling procedures, breed differences and treatment with litium and dexamethasone on some blood parameters in sheep». *Applied Animal Behaviour Science*, 16: 39-47.

Ficken, M. S., Weise, C. M., y Popp, J. W. (1990): «Dominance rank and resource access in winter flocks of blackcapped chickadees». *Wilson Bull.*, 102: 623-633.

Ficken, M. S, y Witkin, S. R. (1977): «Responses ofblack-capped chickadee flocks to predators». *Auk*, 94: 156-157.

Fisher, R. A. (1930): *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.

Fitzgerald, R. D.; Hudson, R. J., y Bailey, A. W. (1986): «Grazing preferences of cattle in regenerating aspen forest». *Journal of Range Management*, 39: 13-18.

Fletcher, D. J. C., y Michener, C. D. (1987): *Kin recognition in animals*. Wiley, New York.

Foster, M. S. (1983): «Disruption, dispersion, and dominance in lek-breeding birds». *Am. Nat.*, 122: 53-72.

Foster, W. A, y Treherne, J. E. (1981): «Evidence for the dilution in the selfish herd from fish predation on a marine insect». *Nature*, 293: 466-467.

Fowler, D. G., y Langford, C. M. (1975): «The prediction of fertility and fecundity from the mating activity of ewes». *Applied Animal Behaviour Science*, 2: 277-281.

Fox, M. W. (1968): *Abnormal Behavior in Animals*. Saunders, Phyladelphia.

Fraser, A. F. (1974): *Behaviour of Farm Animals*. London, Bailliere Tindall.

Fraser, A. F. (1975): «Some features of an ultrasonic study of bovine foetal kinesis». *Applied Animal Behaviour Science*, 2: 379-383.

Fraser, A. F., y Broom, D. M. (1990): *Farm animal behaviour and welfare*. Bailliáre Tindall, London.

Fraser, A. F.; Hastie, H.; Brownlie, R. B., y Callicottan, S. (1975): «An exploratory ultrasonic study on quantitative foetal kinesis in the horse». *Applied Animal Behaviour Science*, 1: 395-401.

Fraser, A. F., y Terhume, M. (1977): «Radiographic studies of postural behaviour in the sheep fetus: I. Simple fetal movements». *Applied Animal Behaviour Science*, 3: 221-234.

Freeland, W. J., y Janzen, D. H. (1974): «Strategies in herbivory mammals: the role of plant secondary compounds». *American Naturalist*, 102: 269-289.

Freeman, B. M.; Kettlewell, P. J.; Manning, A. G. C., y Berry, P. S. (1984): «Stress of transportation for Broilers». *Vet. Rec.*, 1114, 286-287.

French, J. M.; Moore, G. F.; Perry, G. C., y Long, S. E. (1989): «Behavioural predictors of oestrus in domestic cattle, *Bos taurus*». *Animal Behaviour*, 38: 913-919.

Fretwell, S. (1969): «Dominance behavior and winter habitat distribution in juncos (*Junco hyemalis*)». *Bird-banding*, 40: 1-25.

Fretwell, S. D. (1972): *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Fretz, P. B. (1977): «Behavioral virilization in a brood mare». *Applied Animal Behavioural Science*, 3: 277-280.

Fricke, H. (1979): «Mating system, resource defence and sex change in the anemonefish, Amphiprion akallopisos». *Z. Tierpsychol.*, 50: 313-326.

Fricke, H., y Fricke, S. (1977): «Monogamy and sex change by aggressive dominance in coral reef fish». *Nature*, 266: 830-832.

Frisch, K. von. (1967): *The dance language and orientation of bees*. Belknap, Cambridge, Mass.

Fulkerson, W. J.; Adams, N. R., y Gherardi, P. B. (1981): «Ability of castrate male sheep treated with oestrogen or testosterone to induce and detected oestrus in ewes». *Applied Animal Behavioural Science*, 7: 57.

Futuyma, D. (1979): *Evolutionary Biology*. Sunderland, Mass., Sinauer.

Futuyma, D., y Slatkin, M. (Eds.), pp. 282-310. Sinauer, Sunderland, Mass.

Gabrielsen, G. W.; Kanwisher, J. W., y Steen, J. B. (1977): «Emotional bradycardia: a Telemetry study on incubating willow grouse, *Lagopus lagopus*». *Acta Physiol. Scand.*, 100: 255-257.

Gadagkar, R. (1990): «Evolution of ensociality:the advantage of assured fitness retuns». *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 329: 17-25.

Gadgil, M. (1975): «Evolution of social behavior through interpopulation selection». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 72: 1199-1201.

Gadgil, M., y Bossert, W. H. (1970): «Life historical consequences of natural selection». *Am. Nat.*, 104: 1-24.

Gale, J. S. y Eaves, L. J. (1975): «Logic of animal conflict». *Nature, Lond.*, 254: 463-4.

Gallup, G. G. (1977): «Self-recognition in primates. A comparative approach to the bidirectional properties of conciousness». *American Psychologist*, 32: 329.

Ganskopp, D., y Vavra, M. (1986): «Habitat use by feral horses in the northern sagebrush steppe». *Journal of Range Management*, 39: 207-212.

García, J., y Hankins, W. G. (1975): «The evolution of bitter and the acquisition of toxophobia». En: D. A. Denton y J. P. Coghlan (Eds.), *Fifth International Symposiumm on Olfaction and Taste*. New York: Academic Press, pp 39-45.

Garson, P. J.; Pleszczynska, W. K., y Holm, C. H. (1981): «The polygamy threshold model: a reassessment». *Can. J. Zool.*, 59: 902-910.

Gesshe, R. H., y Walton, P. D. (1981): «Grazing animal preferences for cultivated forages in Ganada». *Journal of Range Management*, 34: 42-45.

Getty, T. (1985): «Discriminability and the sigmoid functional response: how optimal foragers could stabilize model-mimic complexes». *American Naturalist*, 125: 239-256.

Getty, T., y Krebs, J. R. (1985): «Lagging partial preferences for cryptic prey: a signal detection analysis of great tit foraging». *Am. Nat.*, 125: 39-60.

Gibson, R., y Bradbury, J. (1985): «Sexual selection in lekking sage grouse: phenotypic correlates of male mating success». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18: 117-123.

Gibson, E. J., y Walk, R. D. (1960): «The visual cliff». *Scient. Amer.*, 202: 64-71.

Gibson, R., y Bradbury, J. (1986): «Male and female strategies on sage grouse leks». En: *Ecological Aspects of Social Evolution*, eds. D. Rubenstein and R. Wrangham. Princeton, Princeton Univ. Press.

Gittleman, J. L., y Thompson, S. D. (1988): «Energy allocation in mammalian reproduction». *Am. Zool.*, 28: 863-875.

Glencross, R. G.; Esslemont, R. J.; Bryant, M. J., y Pope, G. S. (1981): «Relationships between the incidence of pre-ovulatory behaviour and the concentrations of oestradiol-17B and progesterone in bovine plasma». *Applied Animal Behaviour Science*, 7: 141-148.

Glück, E. (1986): «Flock size and habitat-dependent food and energy intake of foraging Goldfinches». *Oecologia*, 71: 149-155.

Glück, E. (1987a): «An experimental study of feeding, vigilance and predator avoidance in a single bird». *Oecologia*, 71: 268-272.

Glück, E. (1987b): «Benefits and costs of social foraging anmd optimal flock size in goldfinches (*Carduelis carduelis*)». *Ethology*, 74: 65-79.

Gluesing, E. A., y Balph, D. F. (1980): «An aspect of feeding behaviour and its importance to grazing systems». *Journal of Range Management*, 33: 426.

Godfray, H. C. J. (1991): «Signalling of need by offspring to their parents». *Nature*, 352: 328-330.

Goldman, P. (1980): «Flocking as a possible predator defense in dark-eyed juncos». *Wilson Bull.*, 92: 88-95.

Gomendio, M. (1989a): «Suckling behaviour and fertility in rhesus macaques (*Macaca mulatta*)». *J. Zool., Lond.*, 217: 449-467.

Gomendio, M. (1989b): «Differences in fertility and suckling patterns between primiparous and multiparous rhesus mothers (*Macaca mulatta*)». *J. Reprod. Fert.*, 87: 529-542.

Gomendio, M. (1990): «The influence of maternal rank and infant sex on maternal investment trends in rhesus macaques: birth sex ratios, inter-birth intervals and suckling patterns». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 365-375.

Gomendio, M. (1991): «Parent/offspring conflict and maternal investment in rhesus macaques». *Anim. Behav.*, 42: 993-1005.

Gomendio, M.; Clutton-Brock, T. H.; Albon, S. D.; Guinness, E E., y Simpson, M. J. (1990): «Contrasting cost of sons and daughters and the evolution of mammalian sex ratios». *Nature*, 343: 261-263.

Goodenough, J.; McGuire, B., y Wallace, R. (1993): *Perspectives on Animal Behavior*. New York, Wiley.

Gordon, I. J. (1989a): «Vegetation community selection by ungulates on the isle of Rhum. II. Vegetation community selection». *Journal of Applied Ecology*, 26: 53-64.

Gordon, I. J. (1989b): «Vegetation community selection by ungulates on the isle of Rhum. III Determinants of vegetation community selection». *Journal of Applied Ecology*, 26: 65-79.

Gosling, L. M. (1986): «The evolution of mating strategies in male antelopes». En: Rubenstein DI, Wrangham RW (Eds.), *Ecological Aspects of Social Evolution*. Princeton Univ. Press, Princeton, pp 244-281.

Gosling, M. L., y Petrie, M. (1990): «Lekking in topi: a consequence of satellite behaviour by small males at hotspots». *Anim. Behav.*, 40: 272-287.

Goss-Custard (1977a): «Optimal foraging and the size selection of worms by redshank (*Tringa totanus*) in the field». *Animal Behaviour*, 25, 10-29.

Goss-Custard (1977b): «The energetics of prey selection by redshank (*Tringa totanus*) (L.) in relation to prey density». *Journal of Animal Ecology*, 46: 1-19.

Gottlieb, G. (1976): «Conceptions of Prenatal Development, Behavioral Embryology». *Psychological Review*, 83: 215-234.

Gottlieb, G. (1987): «The Developmental Basis of Evolutionary Change». *Journal of Comparative Psychology*, 101: 262-271.

Gottlieb, G. (1991a): «Experiential Canalization of Behavioral Development, Theory». *Developmental Psychology*, 27: 4-13.

Gottlieb, G. (1991b): «Experiential Canalization of Behavioral Development, Results». *Developmental Psychology*, 27: 35-39.

Gould, J. L. (1976): «The dance language controversy». *Q. Rev. Biol.*, 51: 211-244.

Gould, J. L. (1986): «The Biology of Learning». *Annual Review of Psychology*, 37: 163-192.

Grafen, A. (1982): «How not to measure inclusive fitness». *Nature*, 298: 425-426.

Grafen, A. (1984): «Natural selection, kin selection and group selection». En: *Behavioral Ecology: an evolutionary approach* (2nd edn.). J. R. Krebs y N. B. Davies (Eds.), pp. 62-84. Oxford, Blackwell.

Grafen, A. (1987): «Measuring sexual selection: why bother?». En: *Sexual Selection: Testing the Alternatives* (ed. J. W. Bradbury y M. A. Andersson). Wiley, Chichester.

Grafen, A. (1990a): «Sexual selection unhandicapped by the Fisher process». *J. Theor. Biol.*, 144: 473-516.

Grafen, A. (1990b): «Biological signals as handicaps». *J. Theor. Biol.*, 144: 517-46.

Grafen, A. (1990c): «Do animals really recognize kin?». *Anim. Behav.*, 39: 42-54.

Grandin, T. (1980): «Observations of cattle behavior applied to the design of cattle-handling facilities». *Applied Animal Behaviour Science*, 6: 19-31.

Grassia, A. A. (1978): «A technique in the study of aggregative behaviour of sheep». *Applied Animal Behavioural Science*, 4: 369-377.

Gray, R. (1986). «Faith and foraging». En: Kamil, A. C.; Krebs, J. R., y Pulliam (Eds.). *Foraging behaviour*. Plenum Press, New York.

Grbic, M.; Ode, P. L., y Strand, M. R. (1992): «Sibling rivalry and brood sex ratios in polyemryonic wasps». *Nature*, 360: 254-256.

Greig-Smith, P. W. (1980): «Parental investment in nest defence by stonechats (*Saxicola torquata*)». *Anim. Behav.*, 28: 604-619.

Greig-Smith, P. W. (1982): «Song rates and parental care by individual male Stonechats (*Saxicola torquata*)». *Anim. Behav.*, 30: 245-252.

Greig-Smith, P. W. (1985): «The importance of flavour in determining the feeding preferences of bullfinches (*Pyrrhula pyrrhula*) for the buds of two pear cultivars». *Journal of Applied Ecology*, 22: 29-37.

Griffin, D. R. (1976): *The question of animal awareness*. Rockefeller University Press. New York.

Griffin, D. R. (1978): «Prospects for a cognitive ethology». *The Behavioral and Brain Sciences*, 1(4): 527-538.

Griffin, D. R. (1991): «Progress toward a cognitive ethology». En C. Ristau (Eds.), *Cognitive Ethology: the minds of other animals* (pp. 3-17). Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum Associates.

Gross, M. R. (1985): «Disruptive selection for alternative life histories in salmon». *Nature*, 313: 47-48.

Gross, M. R., y Charnov, E. L. (1980): «Alternative male life histories in bluegill sunfish». *Proc. Natn. Acad. Sci.*, USA 77, 6937-6940.

Gross, M. R., y Sargent, R. C. (1985): «The evolution of of male and female parental care in fishes». *Am. Zool.*, 25: 807-822.

Grover, K. E., y Thompson, M. J. (1986): «Factors influencing spring feeding site selection by elk in the Elkhorn Mountains, Montana». *Journal of Wildlife Management*, 50: 466-470.

Guilford, T., y Dawkins, M. S. (1991): «Receiver psychology and the evolution of animal signals». *Anim. Behav.*, 42: 1-14.

Gustafsson y Part (1990): «Acceleration of senescence in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* by reproductive costs». *Nature, Lond.*, 347: 279-281.

Gustavson, C. R.; Jowsey, J. R., y Milligan, D. (1982): «A 3-year evaluation of taste aversion coyote control in Saskatchewan». *Journal of Range Management*, 35: 57-59.

Gwynne, D. T. (1991): «Sexual competition among females: what causes courtship role reversal?». *Trends Ecol. Evol.*, 6: 118-121.

Hafez, E. S. E. (ed. 1962): *The Behaviour of Domestic Animals*. Londres, Tindall and Cox.

Hailmann, J. P. (1982): «Ontogeny, towards a General Theoretical Framework for Ethology». En: P. P. G. Bateson y P. H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 5, *Ontogeny* (pp. 133-189). New York, Plenum.

Hake, M, y Ekman, J. (1988): «Finding and sharing depletable patches: when group foraging decreases intake rates». *Ornis Scand*., 19: 275-279.

Haldane, J. B. S. (1953): «Animal populations and their regulation. Penguin Modern». *Biology*, 15: 9-24.

Haldane, J. B. S., y Spurway, H. (1954): «A statistical analysis of communication in *Apis melifera* and a comparison with communication in other animals». *Insectes Sociaux*, 1: 247-283.

Hall, S. J. G. (1988): «Chillingham Park and its herd of white cattle: relationships between vegetation classes and patterns ofrange use». *Journal of Applied Ecology*, 25: 777-789.

Hall, W. G. y Oppenheim, R. W. (1987): «Developmental Psychobiology, Prenatal, Perinatal, and Early Postnatal Aspects of Behavioral Development». *Annual Review of Psychology*, 38: 91-128.

Hall, W. G. y Williams, C. L. (1983): «Suckling isn't Feeding, or is it? A Search for Developmental Continuities». *Advances in the Study of Behavior*, 13: 219-254.

Halliday, T. R. (1976): «The libidinous newt: an analysis of variations in the sexual behaviour of the male smooth newt, *Triturus vulgaris*». *Anim. Behav*., 24: 398-414.

Halliday, T. R. (1980): *Sexual strategy*. Oxford University Press: Oxford.

Halliday, T. R. (1983): «Motivation». En T. Halliday y P. Slater (Eds.), *Animal Behaviour: Causes and Effects* (pp. 100-133). Oxford, Blackwell Scientific.

Hamilton, W. D. (1964): «The genetical theory of social behaviour. I-II». *J. Theoret. Biol*., 7: 1-52.

Hamilton, W. D. (1967): «Extraordinary sex ratios». *Science, Wash*., 156: 477-88.

Hamilton, W. D. (1971): «Geometry for the selfish herd». *J. theor. Biol*., 31: 295-311.

Hamilton, W. D. (1979): «Wingless and Fighting males in fig wasps and other insects». En: Blum, M. S., y Blum, N. A. (Eds.), *Reproductive Competition, Mate Choice and Sexual Selection*. Academic Press.

Hamilton, W. D. (1980): «Sex versus non-sex versus parasite». *Oikos*, 35: 282-290.

Hamilton, W. D., y Zuk, M. (1982): «Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?». *Science*, 218: 384-387.

Hanley, T. A. (1984): «Habitat patches and their selection by wapiti and vlack-tailed deer in a coastal montane coniferous forest». *Journal of Applied Ecology*, 21: 423-436.

Harré, R., y Lamb, R. (Ed.) (1986): *The Dictionary of Ethology and Animal Learning*. Oxford, Blackwell.

Harris, P. L. (1989): *Children and Emotion*. Oxford, Blackwell. (Trad. castellana, 1992, *Los niños y las emociones*. Alianza Psicología minor, vol. 8. Madrid, Alianza).

Hart, B. L. (1985): *The Behavior of Domestic Animals*. W. H. Freeman and Co. New York.

Hasson, O. (1989): «Amplifiers and the handicap principie in sexual selection: a different emphasis». *Proc. R. Soc. Lond. B*., 235: 383-406.

Hasson, O. (1991): «Sexual displays as amplifiers: practical examples with an emphasis on feather decorations». *Behav. Ecol*., 2: 189-197.

Hebb, D. O. (1953): «Heredity and environment in mammalian behaviour». *Br. J. Anim. Behav*., 1: 43-47.

Heinroth, O. (1910): «Beitráge zur Biologie, namentlich Ethologie und Physiologie der Anatiden». *V Inter. Ornithol. Kong., Verh.*, pp. 589-702.

Heinroth, O., y Heinroth, M. (1924-1928): *Die vógel Mitteleuropas. I-IV*. Bermühler Verlag, Berlin.

Heird, J. C.; Lokey, C. E., y Cogan, D. C. (1986): «Repeatabily and comparison of two maze tests to measure learning hability in horses». *Applied Animal Behavioural Science*, 16: 103-119.

Hemsworth, P. H.; Barnett, J. L.; Coleman, G. J., y Hansen, C. (1989): «A study of the relationships between the attitudinal and behavioural profiles of stockpersons and the level of fear of humans and reproductive performance of commercial pigs». *Applied Animal Behavioural Science*, 23: 301-314.

Hemsworth, P. H.; Barnett, J. L.; Tilbrook, A. J.; Hansen, C., y Barnett, J. L. (1987): «Habituation to boar stimuli: possible mechanism responsible for the reduced detection rate of oestrous gilts housed adjacent to boars». *Applied Animal Behaviour Science*, 19: 255-264.

Hemsworth, P. H.; Barnett, J. L.; Treacy, D., y Madgwick, P. (1990): «The heritability of the trait fear of humans and the association between this trait and subsequent reproductive performance of gilts». *Applied Animal Behavioural Science*, 25: 85-95.

Hemsworth, P. H., y Beilharz, R. G. (1979): «The influence of restricted physical contact with pigs on sexual behavior of the male domestic pig». *Animal production*, 29: 311-324.

Hemsworth, P. H.; Beilharz, R. G., y Brown, W. J. (1978): «The importance of courting behaviour of the boar on the success of natural and artifical matings». *Applied Animal Behaviour Science*, 4: 341-346.

Hepper, G. (1991): *Kin Recognition*. Cambridge University Press. Cambridge.

Herrnstein, R. J. (1990): «Rational Choice Theory. Necessary but not sufficient». *American Psychologist*, March 1990, vol. 45 (3), pp 356-367.

Herrnstein, R. J.; Loveland, D. H., y Cable, C. (1976): «Natural concepts in pigeons». *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2: 285-302.

Herrnstein, R. J., y Vaughan, W. Jr. (1980): «Melioration and behavioural allocation». En Staddon, J. E. R. (Ed.), *Limits to action*. New York: Academic Press, pp. 143-176.

Hess, E. H. (1973): *Imprinting*. New York: Vas Nostrand Reinhold.

Hess, E. H. y Petrovich, S. B. (Ed.) (1977): *Imprinting*. Stroudsburg, Penn., DowdEn: Hutchinson y Ross.

Hewson, R., y Verkaik, A. J. (1981): «Body condition and ranging behaviour of blackface hill sheep in relation to lamb survival». *Journal of Applied Ecology*, 18: 401-415.

Hewson, R., y Wilson, C. J. 1(979.): «Homo range and movements of scottish blackface sheep in Lochaber, North-West Scotland». *Journal of Applied Ecology*, 16: 743-751.

Hidalgo, S. J., y Carranza, J. (1990): *Ecología y comportamiento de la avutarda*. Publ. Universidad de Extremadura, Cáceres.

Hinde, R. A. (1959): «Unitary Drives». *Anim. Behav.*, 7: 130-141.

Hinde, R. A. (1966): *Animal Behaviour, a Sinthesis of Ethology and Comparative Psychology*. McGraw-Hill, Londres.

Hinde, R. A. (1968): «Dichotomies in the study of development». En: J. M. Thoday y A. S. Parkes (Eds.), *Genetic and Environmental Influences on Behaviour*. San Francisco, Freeman.

Hinde, R. A. (1970): *Animal Behaviour. A synthesis of ethology and comparative psychology*. McGraw-Hill, N. Y.

Hinde, R. A. (1974): *Biological Bases of Human Social Behaviour*. New York, McGraw-Hill. (Trad. castellana, 1976, *Bases Biológicas del Comportamiento Social Humano*. México, Fondo de Cultura Económica).

Hinde, R. A. (1982): *Ethology: its nature and relations with other sciences*. Oxford, Oxford University Press.

Hinde, R. A. (1991): «The Interdependence of the Behavioural Sciences». En: J. R. Krebs y G. Horn (Eds.), *Behavioural and neural Aspects of Learning and Memory* (pp. 119-130). Oxford, Clarendon Press.

Hinde, R. A. (1992): «Can Biology Explain Human Development, Commentary». *Human Development*, 35: 34-39.

Hinde, R. A. y Stevenson-Hinde, J. (Ed.) (1973): *Constraints on Learning*. Cambridge, Cambridge University Press.

Hinton, H. E. (1981): *Biology of insect eggs*. Pergamon Press, Oxford.

Hirsch, E. (1973): «Some determinants of intake and patterns of feeding in the guinea pig». *Physiology and Behaviour*, 11: 687-704.

Hirsch, E., y Collier, G. (1974a): «The ecological determinants of reinforcement in the guinea pig». *Physiology and Behaviour*, 12: 647-655.

Hirsch, E., y Collier, G. (1974b): «Effort as a determinant of intake and patterns of drinking in the guinea pig». *Physiology and Behaviour*, 12: 647-655.

Ho, M.-W. (1984): «Environment and Heredity in Development and Evolution». En: M.-W. Ho y P. T. Saunders (Eds.), *Beyond Neo-Darwinism, An Introduction to the New Evolutionary Paradigm* (pp. 267-289). London, Academic Press.

Ho, M.-W. y Saunders, P. T. (1982): «The Epigenetic Approach to the Evolution of Organisms -with notes on its Relevance to Social and Cultural Evolution». En: H. C. Plotkin (Ed.), *Learning, Development, and Culture, Essays in Evolutionary Epistemology* (pp. 343-361). New Yor, Wiley.

Hocutt, Ch. H.; Denoncourt, R. F., y Stauffer, J. R. Jr. (1982): «Observations of behavioural responses of fish to environmental stress in situ». *Journal of Applied Ecology*, 19: 443-451.

Hóglund, J., Alatalo, R. V., y Lundberg, A. (1990): «Copying the mate choice of others? Observations on female black grouse». *Behaviour*, 114: 221-236.

Hogstad, O. (1986): «On the winter food of the Hawk Owl *Surnia ulula*». *Fauna norv. Ser. C, Cinclus*, 9: 107-110.

Hogstad, O. (1987a): «Social rank in winter flocks of willow tits *Parus montanus*». *Ibis*, 129: 1-9.

Hogstad, O. (1987b): «It is expensive to be dominant». *Auk*, 104: 333-336.

Hogstad, O. (1988a): «Rank-related resource access in winter flocks of Willow Tit *Parus montanus*». *Ornis Scand.*, 19: 169-174.

Hogstad, O. (1988b): «Social rank and antipredator behaviour of Willow Tits *Parus montanus* in winter flocks». *Ibis*, 130: 45-56.

Hogstad, O. (1989a): «Subordination in mixed-age bird flocks –a removal study». *Ibis*, 131: 128-134.

Hogstad, O. (1989b): «Social organization and dominance behavior in some *Parus* species». *Wilson Bull.*, 101: 254-262.

Hogstad, O. (1989c): «The role ofjuvenile willow tits, *Parus montanus*, in the regulation of winter flock size: an experimental study». *Anim. Behav.*, 38: 920-925.

Hogstad, O. (1992): «Mate protection in alpha pairs of wintering willow tits, *Parus montanus*». *Anim. Behav.*, 43: 323-328.

Hogstad, O. (1993): «The throat badge as a status signal in juvenile male Willow tits *Parus montanus*». *J. Orn.*, 134: 413-423.

Högstedt, G. (1980): «Evolution of chutch size in birds: adaptive variation in relation to territory quality». *Science*, 210: 1148-1150.

Holberton, R. L.; Able, K. P., y Wingfield, J. C. (1989): «Status signalling in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*: plumage manipulations and hormonal correlates of dominance». *Anim. Behav.*, 37: 681-689.

Holberton, R. L.; Hanano, R., y Able, K. P. (1990): «Age-related dominance in male dark-eyed juncos: effects of plumage and prior residence». *Anim. Behav.*, 40: 573-579.

Holm, C. H. (1973): «Breeding sex ratios, territoriality, and reproductiva success in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*)». *Ecology*, 54: 356-365.

Holmes, W. G., y Sherman, P. W. (1982): «The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels». *Amer. Zool.*, 22: 491-517.

Hólldobler, B. (1971): «Communication between ants and their guests». *Sci. Amer.*, 224: 86-93.

Hosono, T. (1968): «A study ofthe life history ofthe blue magpie (5). Roost and roost flock distribution in winter». *Misc. Rep. Yamashina Inst. Orn.*, vol. 5(3): 278-286.

Houpt, K. A., y Hintz, H. F. (1982): «Some effects of maternal deprivation on maintenance behavior, spatial relationships and responses to environmental novelty in foals». *Applied Animal Behavioural Science*, 9: 221-230.

Houston, A. I.; Clark, C.; McNamara, J., y Mangel, M. (1988). «Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology». *Nature*, 332: 29-34.

Houston, A. I., y Davies, N. B. (1985): «The evoltuion of cooperation and life history in the dunnock *Prunella modularis*». En *Behavioural ecology* (R. M. Sibley y R. H. Smith, Eds.), pp. 471-487. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Howard, R. D. (1978): «The evolution of mating strategies in bullfrogs *Rana catesbiana*». *Evolution*, 32: 850-871.

Hrdy, S. B. (1977): *The Langurs of Abu: Female and Male Strategies of Reproduction*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Hubbard, J. I. (1975): *The Biological Bases of Mental Activity*. Addison-Wesley, Reading, Mass.

Hughes, B. O. (1976a): «Behaviours as an index of welfare». *Proc. V European Poult, Conf., Malta*, 1005-1014.

Hughes, B. O. (1976b): «Preference decisions of domestic hens for wire or litter floors». *Applied Animal Ethology*, 2: 155-165.

Hughes, B. O., y Black, A. J. (1973): «The preference of domestic hens for different types of battery cage floor». *British Poultry Science*, 14: 615-619.

Hughes, B. O., y Duncan, I. J. H. (1988): «The notion of ethological need. models of motivation and animal welfare». *Anim. Behav.*, 36: 1696-1707.

Hughes, J.; Smith, T. W.; Kosterlitz, H. W.; Fothergin, L. A.; Morgan, B. A., y Morris, H. R. (1975): «Identification of two related pentapeptides from the brain with potent opiate agonist activity». *Nature*, 258: 577-579.

Humphrey, N. K. (1978): «Nature's psychologist». *New Scientist*, 78: 900.

Hunter, J. (1837): «An account of an extraordinary pheasant». En: *Observations on Certain Parts of Animal Oeconomy* with notes by Richard Owen. Londres, Lognman, Orme, Brown, Green and Longmans.

Huntingford, F. (1984): *The Study of Animal Behaviour*. Londres, Chapman y Hall.

Huntingford, F. A. (1991): «War and peace revisited». En M. S. Dawkins,T. R. Halliday y R. Dawkins (Eds.). *The Tinbergen Legacy* (pp. 40-59). Londres, Chapman and Hall.

Huntingford, F, y Turner, A.: *Animal conflict*. Chapman y Hall, Londres.

Hutson, G. D. (1980): «The effect of previous experience on sheep movement through yards». *Applied Animal Behavioural Science*, 6: 233-240.

Hutson, G. D. (1982): «Rewarding sheep after handling». En: Hudson, P. R. W. (Ed.), *Proceedings of Second Conference on Wool Harvesting Research and Development*.

Iersel, J. J. A. v., y Bol, A. C. A. (1958): «Preening in two tern species: a study in displacement activities». *Behaviour*, 13: 1-88.

Immelmann, K., Barlow, G. W., Petrinovich, L. y Main, M. (1981): «Behavioral Development, General Introduction». En: K. Immelmann, G. W. Barlow, L. Petrinovich, y M. Main (Eds.): *Behavioral Development* (pp. 1-18). Cambridge, Cambridge University Press.

Isack, H. A., y Reyer, H.-U. (1989): «Honeyguides and honey gatherers: interspecific coinmunication in a symbiotic relationship». *Science*, 243: 1343- 1346.

Itó. Y. (1989): «The evolutionary biology of sterile soldiers in aphids». *Trends Ecol. Evol.*, 4: 69-73.

Janzen, D. H. (1983): «Dispersal of seeds by vertebrate guts». En: *Coevolution* (D. J. Futuyma y M. Slatkin, eds.), pp. 232-262. Sinauer, Sunderland, Mass.

Järvi, T, y Bakken, M. (1984): «The function of the variation in the breast stripe of the great tit (*Parus major*)». *Anim. Behav.*, 32: 590-596.

Järvi, T. O. Walso, y Bakken, M. (1987): «Status signalling by *Parus major*: an experiment in deception». *Ethology*, 76: 334-342.

Jarvis, J. V. M. (1978): «Energetics of survival in *Heterocephalus glaber* (Rüppell), the naked mole-rat (Rodentia: *Bathyergidae*)». *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 6: 81-87.

Jelinski, De; Rounds, R. C., y Jowsey, J. R. (1983): «Coyote predation on sheep, and control by aversive conditioning in Saskatchewan». *Journal of Range Management*, 36: 16-19.

Jeppesen, L. E. (1981): «An artificial sow to investigate the behaviour of suckling piglets». *Applied Animal Behavioural Science*, 7: 359-367.

Jerison, H. J. (1985): «Animal Intelligence as Encephalization». En: L. Weiskrantz (Eds.), *Animal Intelligence* (pp. 21-35). Oxford, Oxford University Press.

Jerison, H. J. (1988): «Evolutionary Biology of Intelligence, the Nature of the Problem». En: H. J. Jerison y I. Jerison (Eds.), *Intelligence and Evolutionary Biology* (pp. 1-11). London, Springer-verlag.

Jeziersky, T. A.; Koziorowski, M.; Goszczynski, J., y Sieradzka, I. (1989): «Homo-sexual and social behaviours of young bulls of different geno and phenotypes and plasma concentrations of some hormones». *Applied Animal Behaviour Science*, 24: 101-113.

Johnson, C. N. (1988): «Dispersal and the sex ratio at birth in primates». *Nature*, 332: 726-728.

Johnston, T. D. (1982): «Selective Costs and Benefits in the Evolution of Learning». En: J. S. Rosenblatt, R. A. Hinde, C. Beer, y M.-C. Busnel (Eds.), *Advances in the Study of Behavior*, vol. 12 (pp. 65-106). London, Academic Press.

Johnstone, R. A., y Grafen, A. (1992a): «The continuous Sir Philip Sidney game: a simple model of biological signalling». *J. Theor. Biol.*, 156: 215-234.

Johnstone, R. A., y Grafen, A. (1992b): «Error-prone signalling». *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 248: 229-233.

Johnstone, R. A., y Grafen, A. (1993): «Dishonesty and the handicap principie». *Anim. Behav.*, 46: 759-764.

Jones, R. B., y Faure, J. M. (1981): «Tonic inmobility ("righting time") in laying hens housed in cages and pens». *Applied Animal Behaviour Science*, 7: 369-372.

Judkins, M. B.; Krysl, L. J.; Wallace, J. D.; Galyean, M. L.; Jones, K. D., y Parker, E. E. (1985): «Intake and diet selection by protein supplemented grazing steers». *Journal of Range Management*, 38: 210-214.

Kacelnik, A. (1984): «Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). 1. patch residence time». *J. Anim. Ecol.*, 53: 283-300.

Kacelnik, A., y Cuthill, I. (1987): «Starlings, Central Place Foraging and Modelling in a fractal world». In: *Foraging Behaviour* (Eds.): Kamil, A; Krebs, J. R, y Pulliam, R. Plenum. 1987, pp 303-334.

Kacelnik, A., y Houston, J. R. (1984): «Some effects of energy costs on foraging strategies». *Animal Behaviour*, 32: 609-614.

Kacelnik, A.; Houston, A., y Krebs, J. R. (1981): «Optimal foraging and territorial defence in the great tit». *Behavioural Ecology y Sociobiology*, 8: 35-40.

Kamil, A. C. y Clemens, K. C. (1990): «Learning, Memory and Foraging Behavior». En: D. A. Dewsbury (Eds.): *Contemporary Issues in Comparative Psychology* (pp. 7-30). Sunderland, Massachusetts, Sinauer Ass.

Kamil, A. C. y Roitblat, H. L. (1985): «The Ecology of Foraging Behavior, Implications for Animal Learning and Memory». *Annual Review of Psychology*, 36: 141-169.

Kamil, A. C. y Yoerg, S. L. (1982): «Learning and Foraging Behavior». En: P. P. G. Bateson y P. H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 5, *Ontogeny* (pp. 325-364). New York, Plenum.

Keenleyside, M. H. A. (1983): «Mate desertion in relation to adult sex ratio in the biparental cichlid fish *Herotilapia multispinosa*». *Anim. Behav.*, 31: 683-688.

Kelly, R. W., y Drew, K. R. (1975): «Shelter seeking and suckling behaviour of the red deer calf (*Cervus elaphus*) in a farmed situation». *Applied Animal Behaviour Science*, 2: 101-111.

Kessel, E. L. (1955): «The mating activities of balloon flies». *Systematic Zoology*, 4: 97-104.

Ketterson, E. D. (1979): «Aggressive behavior in wintering dark-eyed juncos: determinants of dominance and their possible relation to geographic variation». *Wilson Bull.*, 91: 371-383.

Ketterson, E. D, y Nolan, V., Jr. (1983): «The evolution of differential bird migration». *Current Ornithol.*, 1: 357-402.

Kiley-Worthington, M. (1977): *Behavioural Problems of Farm Animals*. Oriel Press, London.

Kiley-Worthington, M., y Savagez, P. (1978): «Learning in dairy cattle using a device for economical management of behaviour». *Applied Animal Behaviour Science*, 4: 119-124.

Kilour, R., y De Langen, M. (1970): «Stress in sheep resulting from management practices». *Proc. NZ Soc. Anim. Prod.*, 30: 65-76.

Kirby, D. R., y Stuth, J. W. (1982): «Seasonal diurnal variation in composition of cow diets». *Journal of Range Management*, 35: 7-8.

Kirkpatrick, M. (1982): «Sexual selection and the evolution of female choice». *Evolution*, 36: 1-12.

Kirkpatrick, M. (1985): «Evolution of female choice and parental investment in polygynous species: the demise of the "sexy son"». *Amer. Natur.*, 125: 788-810.

Kirkpatrick, M. (1986): «The handicap mechanism of sexual selection does not work». *Amer. Nat.*, 127: 222-240.

Kirkpatrick, M. (1987a): «Sexual selection by female choice in polygynous animals». *A. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 43-70.

Kirkpatrick, M. (1987b): «The evolutionary forces acting on female mating preferences in polygynous animals». En: *Sexual Selection, Testing the Alternatives* (ed. J. Bradbury y M. Andersson), pp. 67-82. Wiley, Chichester.

Kirkpatrick, M., y Jenkins, C. D. (1989): «Genetic segregation and the maintenance of sexual reproduction». *Nature*, 339: 300-301.

Kirkpatrick, M., y Ryan, M. J. (1991): «The evolution of mating preferences and the paradox of the lek». *Nature*, 350: 33-38.

Kleiman, D. G. (1977): «Monogamy in mammals». *Q. Rev. Biol.*, 52: 39-69.

Kleiman, D. G., y Malcolm, J. R. (1981): «The evolution of male parental investment in mammals». En *Parental care in mammals* (D. J. Gubernick y P. H. Klopfer, Eds.), pp. 347-387. Plenum Press, New York.

Knapp, R. A., y Kovach, J. T. (1991): «Courtship as an honest indicator ofmale parental quality in the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*». *Behav. Ecol.*, 2: 295-300.

Kodric-Brown, A., y Brown, J. H. (1984): «Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection». *Am. Nat.*, 124: 309-323.

Kohler, W. (1921): *Intelligenzprüfungen an Menschenaffen*. Berlín, Springer-Verlag. (Trad. castellana, 1989, *Experimentos sobre la Inteligencia de los Chimpancés*. Madrid, Debate).

Koivula, K, y Orell, M. (1988): «Social rank and winter survival in the Willow Tit *Parus montanus*». *Ornis Fennica*, 65: 114-120.

Komeda, S., Yamagishi, S., y Fujioka. M. (1987): «Cooperative breeding in Azure-winged magpies, *Cyanopica cyana*, living in a region of heavy snowfall». *The Condor*, 89: 835-841.

Konig, B.; Riesler, J., y Markl, H. (1988): «Maternal care in house mice (*Mus musculus*). II. The energy cost of lactation as a function of litter size». *J. Zool.*, 216: 195-210.

Kovalcik, K.; Kovalcik, M., y Brestensky, V. (1980): «Comparison of the behaviour of newborn calves housed with the dam and in the calf-house». *Applied Animal Behavioural Science*, 6: 377-380.

Kraemer, G. W. (1992): «A Psychobiological Theory of Attachment». *Behavioral and Brain Sciences*, 15: 493-541.

Krebs, J. R., y Davies, N. B. (1987): *An Introduction to Behavioural Ecology*. 2nd. Edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Krebs, J. R., y Davies, N. B. (1993): *An Introduction to Behavioural Ecology*. 3nd. Edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Krebs, J. R., y Dawkins, R. (1984): «Animal signals: mind reading and manipulation». En: *Behavioural ecology. An evolutionary approach* (2ª ed.) (J. R. Krebs y N. B. Davies, eds.), pp. 380-402. Blackwell, Oxford.

Krebs, J. R.; Erichsen, J. T.; Weber, M. I., y Charnov, E. L. (1977): «Optimal prey-selection by the great tit (*Parus major*)». *Anim. Behav.*, 25: 30-38.

Krebs, J. R., y Kacelnik, A. (1991): «Decision Making». En: *Behavioural Ecology*, Krebs y Davies (Eds.) 3rd edition, Blackwell's.

Krebs, J. R.; Kacelnik, A., y Taylor, P. (1978): «Test of optimal sampling by foraging great tits». *Nature*, 275: 27-31.

Krebs, J. R.; Stephens, D. W., y Sutherland, W. J. (1983): «Perspectives in optimal foraging». En Brush, A. M., y Crark, G. A., Jr, *Perspectivess in Ornithology*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 165-216.

Kruijt, J. P. (1964): «Ontogeny of social behaviour in Burmese red jungle fowl (*Gallus gallus Spadicens Bonaterre*)». *Behaviour Supplies*, 12: 1-201.

Kummer, H.; Gótz, W., y Angst, W. (1974): «Triadic differentiation: an inhibitory process protecting pair bonds in baboons». *Behaviour*, 49: 62-87.

Kuo, Z. Y. (1967): *The Dynamics of Behavior Development. An Epigenetic View*. Random House, Nueva York.

Lack, D. (1943): *The Life of the Robin*. Cambridge Univ. Press.

Lack, D. (1947): *Darwin's Finches*. New York, Cambridge University Press.

Lack, D. (1954): *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press.

Lack, D. (1966): *Population Studies of Birds*. Clarendon Press, Oxford.

Lack, D. (1968): *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.

Lacy, R. C. (1980): «The evolution of eusociality in termites: A haplodiploid analogy?». *Am. Nat.*, 116: 449-451.

Lakatos (1970): «Falsification and the methodology of scientific research programs». En: *Criticism and the growth of knowledge* (editado por I. Lakatos y A. Musgrave), pp. 91-195. Cambridge University Press.

Land, M. F. (1983): «Sensory stimuli and behaviour». En T. Halliday y P. Slater (Eds.). *Animal Behaviour: Causes and Effects* (pp. 11-39). Oxford, Blackwell Scientific.

Lande, R. (1981): «Models of speciation by sexual selection on polygenic traits». *Evolution*, 78: 3721-3725.

Lande, R. (1987): «Genetic correlations between the sexes in the evolution of sexual dimorphism and mating preferences». En: *Sexual Selection: Testing the Alternatives* (ed. J. W. Bradbury & M. A. Andersson). Wiley, Chichester.

Langbein, J., y Thirgood, S. J. (1989): «Variation in mating systems of fallow deer (*Dama dama*) in relation to ecology». *Ethology*, 83: 195-214.

Lawrence, A. B., y Illius, A. W. (1989): «Methodology for measuring hunger and food needs using operant conditioning in the pig». *Applied Animal Behaviour Science*, 24: 273-285.

Lazarus, J. (1989): «The logic of mate desertion». *Anim. Behav.*, 39: 657-671.

Lazarus, J., e Inglis, I. R. (1986): «Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict and brood size». *Anim. Behav.*, 34: 1791-1804.

Le Boeuf, B. J. (1972): «Sexual behavior in the northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*». *Behavior*, 41: 1-26.

Le Boeuf, B. J. (1974): «Male-male competition and reproductive success in elephant seals». *Am. Zool.*, 14: 163-76.

Le Boeuf, B. J., y Reiter, J. (1988): «Lifetime reproductive success in northern elephant seals». En *The evolution of parental care* (T. H. Clutton-Brock, Ed.), pp. 344-362. Princeton University Press, Princeton.

Le Neindre, P. (1989): «Influence of cattle rearing conditions and breed on social relationships of mother and young». *Applied Animal Behaviour Science*, 23: 117-127.

Leader-Williams, N.; Scott, T. A., y Pratt, R. M. (1981): «Forage selection by introduced reindeer on South Georgia, and its consequences for the flora». *Journal of Applied Ecology*, 18: 83-106.

Lee, P. (1987): «Nutrition, fertility and maternal investment in primates». *J. Zool., Lond.*, 213: 409-422.

Lehrman, D. S. (1953): «Problems Raised by Instict Theories». *Quart. Rev. Biol.*, 28: 337-365.

Lehrman, D. S. (1970): «Semantic and conceptual issues in the nature-nurture problem». En: *Development and Evolution of Behavior*. L. R. Aronsen, E. Tobach, D. S. Lehrman y J. S. Rosenblat (Eds.). Freeman, San Francisco, pp. 17-52.

Lemel, J, y Wallin, K. (1993): «Status signalling, motivational condition and dominance: an experimental study in the great tit, *Parus major*». *Anim. Behav.*, 45: 549-558.

Lerner, R. M. y Busch-Rossnagel, N. A. (1981): «Individuals as Producers of their Development, Conceptual and Empirical Bases». En: R. M. Lerner y N. A. Busch-Rossnagel (Eds.), *Individuals as Producers of their Development* (pp. 1-36). London, Academic Press.

Levine, S.; Hatmeyer, G. G., y Karas, Gc. (1967): «Physiological and behavioral effects of infantile estimulation». *Physiological Behaviour*, 2: 55-63.

Levins, R. (1966): «The Strategy of Model Building in Population Biology». *Am. Sci.*, 54: 421-431.

Levins, R. (1970): «Extincion». En: *Some Mathematical Questions in Biology*. M. Gerstenhaber (Ed.). Providence, R. I: American Mathematical Society.

Levins, R. (1993): «A response to Orzack y Sober: formal analysis y the fluidity of science». *Quart. Rev. of Biol.*, 68: 547-555.

Lewontin, R. C. (1961): «Evolution and the theory of games». *J. Theor. Biol.*, 1: 382-403.

Lewontin, R. C. (1982): «Organism and Environment». En: H. C. Plotkin (Ed.), *Learning, Development, and Culture, Essays in Evolutionary Epistemology* (pp. 151-172). New York, Wiley.

Lewontin, R. C. (1983): «Gene, Organism and Environment». En: D. S. Bendall (Eds.), *Evolution from Molecules to Men* (pp. 273-285). Cambridge, Cambridge University Press.

Lickliter, R. E. (1987): «Activity patterns and companion preferences of domestic goat kids». *Applied Animal Behaviour Science*, 19: 137-145.

Lickliter, R. E., y Berry, T. D. (1990): «The Phylogeny Fallacy, Developmental Psychology's Misapplication of Evolutionary Theory». *Developmental Review*, 10: 348-364.

Lickliter, R. E., y Heron, J. R. (1984): «Recognition of mother by newborn goats». *Applied Animal Behaviour Science*, 12: 187-192.

Lidfords, L., y Jensen, P. (1988): «Behaviour of free ranging beef cows and calves». *Applied Animal Behaviour Science*, 20: 237-247.

Ligon, J. D, y Ligon, S. H. (1988): «Territory quality: key determinant of fitness in the group-living Green Woodhoopoe». En: *The ecology of social behavior* (C. N. Slobodchikoff, Ed.), pp. 229-253. Academic Press, San Diego.

Lill, A. (1974): «Social organisation and space utilisation in the lek-forming white-bearded manakin, *M. manacus trinitatis* Hortert». *Z. Tierpsychol.*, 36: 513-530.

Lima, S. L, y Dill, L. M. (1990): «Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectos». *Can. J. Zool.*, 68: 619-640.

Lindén, M., y Moller, A. P. (1989): «Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds». *Trends Ecol. Evol.*, 4: 367-371.

Lorenz, K. (1935): «Der Kumpan in der Umwelt des Vogels». *J.f. Ornithol.*, 83: 137-213, 289-413.

Lorenz, K. (1937): «Uber die Bildung des Instinktbegriffes». *Naturwiss.*, 25. 289-300, 307-318, 324-331.

Lorenz, K. (1941): «Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden». *Suppl. J. Ornith.*, 89: 194-294.

Lorenz, K. (1950): «The comparative method in studying innate behaviour patterns». *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 4: 221-268.

Lorenz, K. (1958): «The evolution of behavior». *Scientific American*, 199: 57-78.

Lorenz, K. (1966): *On Agression*. Harcourt Brace and World, Nueva York.

Lorenz, K. (1981): *The foundations of ethology*. Berlin: Springer. [Trad. castellana: *Fundamentos de etología*. Barcelona: Paidós, 1986.]

Lorenz, K., y Tinbergen, N. (1938): «Taxis und Instinkhandlung in der Eirollbewegung des Graugans. I». *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 2: 1-29. [Trad. castellana: «Taxia y acción instintiva en el movimiento de rodar los huevos por el ganso silvestre». En K. Lorenz: *El Comportamiento Animal y Humano* (453-502). Barcelona, Plaza y Janés, 1972.]

Losey, G. S., y Margules, L. (1974): «Cleaning symbiosis provides a positive reinforcer for fish». *Science, New York*, 184: 179.

Lott, D. F. (1991): *Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Loudon, A. S. I.; McNeilly, A. S., y Milne, J. A. (1983): «Nutrition and lactational control of fertility in red deer». *Nature*, Lond., 302: 145-147.

Low, W. A.; Dudzinski, M. L., y Muller, W. J. (1981): «The influence of forage and climatic conditions on range community preference of shorton cattle in Central Australia». *Journal of Applied Ecology*, 18: 11-26.

Luescher, U. A.; Friendship, R. M.; Lissemore, K. D., y Mc Keown, D. B. (1988): «Clinical ethology in food animal practice». *Applied Animal Behaviour Science*, 22: 191-214.

Lush, J. L. (1940): «Intra-sire correlations or regressions of offspring on dam as a method of stimating heritability of characteristics». *Thirty-third Annual Proceeding of the American Society of Animals Productions*, 293-301

Lyons, D. M., y Price, E. O. (1987): «Relationships between heart rates and behavior of goats in encounters with people». *Applied Animal Behaviour Science*, 18: 363-369.

Lloyd, J. E. (1965): «Aggressive mimicry in *Photuris*: firefly *femmes fatales*». *Science*, 149: 653-654.

Lloyd, J. E. (1986): «Firefly communication and deception: "Oh, what a tangled web"». En: *Deception. Perspectives on human and nonhuman deceit* (R. W. Mitchell y N. S. Thompson, eds.), pp. 113-128. State University of N. Y. Press, Albany, N. Y.

Lloyd, P. H., y Rasa, O. A. E. (1989): «Status, reproductive success and fitness in Cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*)». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25: 411-420.

MacFarland Symington, M. (1987): «Sex ratio and maternal rank in wild spider monkeys: when daugthers disperse». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20: 421-425.

Mackintosh, N. J. (1983): «General Principles of Learning». En: T. R. Halliday y P. J. B. Slater (Eds.), *Animal Behaviour*, vol. 3, *Genes, Development and Learning* (pp. 149-177). Oxford, Blackwell.

MacNally, R., y Young, D. (1981): «Song energetics of bladder cicada *Cystosoma saundersii*». *J. Exp. Biol.*, 90: 185-196.

Magrath, R. D. (1989): «Hatching asynchrony and reproductive success in the blackbird». *Nature*, 339: 536-538.

Magrath, R. D. (1990): «Hatching asynchrony in altricial birds». *Biol. Rev.*, 65: 587-622.

Mamme, D. S, y Nowicki, S. (1981): «Individual differences and within-flock convergence in chickadee calls. Behav». *Ecol. Sociobiol.*, 9: 179-186.

Mangel, M., y Clark, C. W. (1988): *Dynamic modeling in Behavioural ecology. Monographs in Behavior and Ecology*, Princeton University Press. Princeton.

Manning, A., y Dawkins, M. S. (1992): *An introduction to animal behaviour. Fourth edition*. Cambridge, Cambridge University Press.

Marden, J. H. y Waage, J. K. (1990): «Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition». *Anim. Behav.*, 39: 954-9.

Marlow, B. M., y Pogacnik, T. M. (1986): «Cattle feeding and resting patterns in a foothills riparian zone». *Journal of Range Management*, 39: 212-217.

Marluff, J. M, y Balda, R. P. (1988): «Resource and climatic variability: influences on sociality of two southwestern corvids». En: *The ecology of social behavior* (C. N. Slobodchikoff, Ed.), pp. 255-283. Academic Press, San Diego.

Marluff, J. M, y Balda, R. P. (1992): *The Pinyon Jay*. T. y A. D. Poyser, London.

Marten, K., y Marler, P. (1977): «Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate habitats». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2: 271- 290.

Martin, G. (1979): «Zur Kafighaltung von Legehennen. Eine Stellungnahme aus der Sicht der Verhaltenswissenschaft». En: *Intensivhaltung von Nutztieren aus ethische, rechtlicher und ethologischer Sicht* (Ed. por G. M. Yeutsch, E. von Loeper, G. Martin y J. Müller). Basel, Birkháuser, 101-102.

Martin, P., y Bateson, P. (1986): *Measuring behaviour: an introductory guide*. Cambridge, Cambridge University Press. [Trad. castellana: *La medición del comportamiento*. Madrid: Alianza Editorial, 1991.]

Martin, R. D. (1984): «Scaling effects and adaptive strategies in mammalian lactation». *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 51: 81-117.

Mason, W. A. (1979): «Ontogeny of Social Behavior». En: P. Marler y J. G. Vandenbergh (Eds.), *Handbook of Behavioral Neurobiology*, vol. 3, *Social Behavior and Communication* (pp. 1-28). New York, Plenum.

Mason, W. A. (1984): «Animal Learning, Experience, Life Modes and Cognitive Style». *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 77: 45-56.

Matessi, C., y Jayakar, S. (1976): «Conditions for the evolution of altruism under Darwinian selection». *Theoretical Population Biology*, 9: 360-387.

Matthysen, E. (1990): «Nonbreeding social organization in *Parus*». *Current Ornithol.*, 7: 209-249.

Mauldin, J. M.; Siegel, P. B., y Gross, W. B. (1979): «Interfacing genetics, behaviour and husbandry in White Leghorns presented with *E. coli* challenge». *Applied Animal Behavioural Science*, 5: 347.

May, R. M., y Rubenstein, D. I. (1984): «Reproductive strategies». En: C. R. Austin y R. V. Short, eds., *Reproductive fitness*, pp. 1-23. Cambridge University Press, Cambridge.

Maynard Smith, J. (1964): «Group selection and kin selection». *Nature, Lond.*, 201: 1145-1147.

Maynard Smith, J. (1974): «The theory of games and the evolution of animal conflicts». *J. Theor. Biol.*, 47: 209-21.

Maynard Smith, J. (1976a): «Group selection». *Q. Rev. Biol.*, 51: 277-283.

Maynard Smith, J. (1976b): «Evolution and the theory of games». *Amer. Sci.*, 64: 41-45.

Maynard Smith, J. (1976c): «Sexual selection and the handicap principie». *J. Theor. Biol.*, 57: 239-242.

Maynard Smith, J. (1977): «Parental investment – a prospective analysis». *Anim. Behav.*, 25: 1-9.

Maynard Smith, J. (1978a): *The Evolution of Sex*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Maynard Smith, J. (1978b): «The handicap principle –a comment». *J. Theor. Biol.*, 70: 251-252.

Maynard Smith, J. (1981): «Will a sexual population evolve to an ESS?». *Am. Nat.*, 117: 1015-18.

Maynard Smith, J. (1982): *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.

Maynard Smith, J. (1992): «Honest signalling-the Philip Sidney game». *Anim. Behav.*, 42: 1034-1035.

Maynard Smith, J., y Parker, G. A. (1976): «The logic of asymmetric contests». *Anim. Behav.*, 24: 159-75.

Maynard Smith, J., y Price, G. R. (1973): «The logic of animal conflict». *Nature, Lond.*, 246: 15-18.

Mayr, E. (1963): *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.

Mayr, E. (1982): *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, and Inheritance*. Cambridge, Massachusetts, Belknap Press of Harvard University.

Mc Cann, J. S.; Heird, J. C.; Bell, R. W., y Lutherer, L. O. (1988a): «Normal and more highly reactive horses. I. Heart rate, respiration rate and behavioral observations». *Applied Animal Behaviour Science*, 19: 201-214.

Mc Cann, J. S.; Heird, J. C.; Bell, R. W., y Lutherer, L. O. (1988b): «Normal and more highly reactive horses. II. The effect of handling reserpine on the cardiac response to stimuli». *Applied Animal Behaviour Science*, 19: 215-226.

Mc Farland, D., y Houston, A. (1981): *Quantitative Ethology*. Pitman, London.

McCleery, R. H. (1983): «Interactionbetween activities». En T. Halliday y P. Slater (Eds.), *Animal Behaviour: Causes and Effects* (pp. 134-167). Oxford, Blackwell Scientific.

McDaniel, K. C., y Tiedeman, J. A. (1981): «Sheep use on mountain winter range in New Mexico». *Journal of Range Management*, 34: 102-104.

McFarland, D. (1974): «Time sharing as a behavioral phenomenon». En D. S. Lehrman, J. S. Rosenblatt y R. A. Hinde (Eds.), *Advances in the study of behavior*. Vol. 4. N. York, Academic Press.

McFarland, D. (1985): *Animal behaviour*. Londres, Longman.

McFarland, D. (Ed.) (1987): *The Oxford Companion to Animal Behaviour*. Oxford, Oxford University Press.

McFarland, D. (1989): *Problems of animal behaviour*. Londres: Longman.

McFarland, D. (1993): *Animal Behaviour, Ethology, Psychobiology and Evolution*. Essex, Longman.

McFarland, D., y Houston, A. I. (1981): *Quantitative ethology: the state space approach*. Londres, Pitman.

McGloughlin, P.; Ahern, C. P.; Butter, M., y McLoughlin, J. V. (1980): «Halothane-induced malignant hyperthermia in Irish pig breeds». *Livestock Production Science*, 7: 147-154.

McGrew, W. C. (1992): *Chimpanzee Material Culture, Implications for Human Evolution*. Cambridge, Cambridge University Press.

McMahan, C. A, y Morris, M. D. (1984): «Application of maximum likelihood paired comparison ranking to estimation of a linear dominance hierarchy in animal societies». *Anim. Behav.*, 32: 374-378.

McNab, B. K. (1988): «Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism of mammals». *Q. Rev. Biol.*, 63: 25-53.

McNamara, J. M., y Houston, A. I. (1992): «Risk-Sensitive foraging: a review of theory». *Bull. Mathematical Biol.*, 54: 355-378.

Mehler, J., y Dupoux, E. (1992): *Nacer sabiendo*. Madrid, Alianza.

Metcalf, R. A. (1980): «Sex ratios, parent-offspring conflict, and local competition for mates in the social wasps *Polistes metricus* and *Polistes variatus*». *Am. Nat.*, 116: 642-654.

Metcalfe, N. B. (1986): «Variation in winter flocking associations and dispersion patterns in the turnstone *Arenaria interpres*». *J. Zool., Lond. (A)*, 209: 385-403.

Mikkola, H. (1983): *Owls of Europe*. Poyser, Calton.

Millam, J. R. (1987): «Preference of turkey hens for next-boxes of different levels of interior illumination». *Applied Animal Behavioural Science*, 18: 341-348.

Millar, J. S. (1978): «Energetics ofreproduction in *Peromyscus leucopus*: The cost of lactation». *Ecology*, 59: 1055-1061.

Millar, J. S., y Zammuto, R. M. (1983): «Life histories of mammals: an analysis of life tables». *Ecology*, 64: 631-635.

Miller, R. (1983): «Habita' use of feral horses and cattle in Wyoming's red desert». *Journal of Range Management*, 36: 195.

Miller, R. F., y Krueger, D. K. (1976): «Cattle use on summer foothill rangelands in northeastern Oregon». *Journal of Range Management*, 29: 367-371.

Mitchell, R. W., y Thompson, N. S. (Eds.) (1986): *Deception. Perspectives on human and nonhuman deceit*. State University of N. Y. Press, Albany, N. Y.

Mitchell, W. A., y Valone, T. J. (1990): «The optimization Research Program: Studying adaptations by their function». *Quart. Rev. of Biol.*, 65: 43-52.

Miura, S. (1984): «Social behaviour and territoriality in male sika deer (*Cervus nippon* Temminck 1838) during the rut». *Z. Tierpsychol*, 64: 33-73.

Mock, D. W. (1984): «Infanticide, siblicide and avian nestling mortality». En: *Infanticide: Comparative and evolutionary perspectives* (G. Hausfater y S. B. Hrdy Eds.), pp. 3-30. Aldine, New York.

Mock, D. W., y Forbes, L. S. (1992): «Parent-offspring conflict: a case of arrested development». *Trends Ecol. Evol.*, 7: 409-413.

Mock, D. W., y Forbes, L. S. (1992): «Parent-offspring conflict: a case of arrested development». *Trends Ecol. Evol.*, 7: 409-411.

Mock, D. W., y Fujioka, M. (1990): «Monogamy and long-term pair bonding in vertebrates». *Trends Ecol. Evol.*, 5: 39-43.

Mock, D. W., y Parker, G. A. (1986): «Advantages and disadvantages of egret and heron brood reduction». *Evolution*, 40: 459-470.

Møller, A. P. (1987): «Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling». *Anim. Behav.*, 35: 1637-1644.

Møller, A. P. (1988): «Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow». *Nature*, 332: 640-642.

Møller, A. P. (1989): «Viability costs of male tail ornaments in a swallow». *Nature*, 339: 132-135.

Møller, A. P, y Erritzoe, J. (1988): «Badge, body and testes size in House Sparrows *Passer domesticus*». *Ornis Scand.*, 19: 72-73.

Monaghan, P. (1980): «Dominance and dispersal between feeding sites in the herring gull (*Larus argentatus*)». *Anim. Behav.*, 28: 521-527.

Monagham, P., y Wood-Gush, D. G. M. (1990): *Managing the behaviour of Animals*. Londres, Chapman and Hall.

Montgomerie, R. D., y Wheatherhead, P. J. (1988): «Risks and rewards of nest defence by parent birds». *Q. Rev. Biol.*, 63: 167-187.

Morgantini, L. E., y Hudson, R. J. (1985): «Changes in diets of Wapiti during a hunting season». *Journal of Range Management*, 38: 77-79.

Morris, D. (1957): «Typical intensity»and its relation to the problem of ritualisation». *Behaviour*, 11: 1-12.

Morton, D. B., y Griffiths, P. H. M. (1985): «Guidelines on the recognition of pain. distress and discomfort in experimental animals and an hypothesis for assessment». *Vet. Rec.*, 116: 431-436.

Morton, E. S. (1975): «Ecological sources of selection on avian sounds». *Am. Nat.*, 109: 17-34.

Moss, R., Rothery. P., y Trenholm, I. B. (1985): «The inheritance of social dominance rank in Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus*)». *Aggressive Behav.*, 11: 253-259.

Muller, H. J. (1964): «The relation of recombination to mutational advance». *Mutation Research*, 1: 2-9.

Müller-Schwarze, D.; Stagge, B., y Müller-Schwarze, C. (1982): «Play behavior: Persistence, decrease and energetic compensation during food shortage in deer fawns». *Science*, New York, 215: 85-87.

Munn, C. A. (1986a): «Birds that "cry wolf"». *Nature*, 319: 143-145.

Munn, C. A. (1986b): «The deceptive use of alarm calls by sentinel species in mixed-species flocks of neotropical birds». En: *Deception. Perspectives on human and nonhuman deceit* (R. W. Mitchell y N. S. Thompson, eds.), pp. 169- 176. State University of N. Y. Press, Albany, N. Y.

Myers, J. P. (1983): «Space, time and the pattern of individual associations in a group-living species: sanderlings have no friends. Behav». *Ecol. Sociobiol.*, 12: 129-134.

Myles, T. G. (1988): «Resource inheritance in social evolution from termites to man». En: *The ecology of social behavior* (C. N. Slobodchikoff, Ed.), pp. 379-423. Academic Press, San Diego.

Newton, I. (1972): *Finches*. Collins, London.

Nilsson, J. A. (1988): *Causes and consequences of dispersal in marsh tits: time as a fitness factor in establishment*. PhD Thesis, Lund Univ.

Nisbet, I. C. T. (1977): «Courtship feeding and clutch size in common terns *Sterna hirundo*». En: *Evolutionary Ecology* (ed. B. Stonehouse y C. M. Perrins), pp. 101-109, Macmillan, London.

Nowicki, S. (1983): «Flock-specific recognition of chickadee calls». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12: 317-320.

Nowicki, S. (1989): «Vocal plasticity in captive black-capped chickadees: the acoustic basis and rate of call convergence». *Anim. Behav.*, 37: 64-73.

Nur, N. (1984): «The consequences of brood size for breeding blue tits. I. Adult survival, weight change and the cost of reproduction». *J. Anim. Ecol.*, 53: 479-496.

Nur, N., y Hasson, O. (1984): «Phenotypic plasticity and the handicap principie». *J. Theor. Biol.*, 110: 275-297.

O'Connor, R. J. (1978): «Brood reduction in birds: Selection for fratricide, infanticide and suicide». *Anim. Behav.*, 26: 79-96.

Odling-Smee, F. J. (1988): «Niche-Constructing Phenotypes». En: H. C. Plotkin (Ed.), *The Role of Behavior in Evolution* (pp. 73-132). Cambridge, Massachusetts, The MIT Press.

Oftedal, O. T.; Boness, D. J., y Tedman, R. A. (1987): «The behavior, physiology and anatomy of lactation in the Pinnipedia». *Curr. Mammal.*, 1: 175-245.

Oley, N. N., y Slotnick, B. M. (1970): «Nesting material as a reinforcement for operant behavior in the rat». *Psychon. Sci.*, 58: 1531-1535.

Olsen, J. D., y Ralphs, M. H. (1986): «Feed aversion induced by intraruminal infusion with larkspur extract in cattle». *American Journal of Veterinary Research*, 47: 1829-1833.

Olson, S. L., y Edge, D. (1985): «Nest site selection by mountain plovers in Northcentral Montana». *Journal of Range Management*, 38, 280-282.

Oppenheim, R.-W. (1974): «The Ontogeny of Behavior in the Chick Embryo». *Advances in the Study of Behavior*, 5: 133-172.

Oppenheim, R. W. (1982): «Preformation and Epigenesis in the Origins of the Nervous System and Behavior, Issues, Concepts, and their History». En: P. P. G. Bateson y H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 5, *Ontogeny* (pp. 1-100). New York, Plenum.

Oppenheim, R. W. y Haverkamp, L. (1986): «Early Development of Behavior and the Nervous Sistem, An Embryological Perspectives». En: E. M. Blass (Eds.), *Handbook of Behavioral Neurobiology*, vol. 8, *Developmental Psychobiology and Developmental Neurobiology* (pp. 1-33). New York, Plenum Press.

Orians, G. H. (1969): «On the evolution of mating systems in birds and mammals». *Amer. Natur.*, 103: 589-603.

Oring, L. W. (1982): «Avian mating systems». En: *Avian Biology*, vol. VI, eds. D. S. Farner, J. R. King y K. C. Parkes, pp. 1-92. Academic Press, New York.

Orzack, S. H., y Sober, E. (1993): «A critical assessment of Levins's *The Strategy of Model Building in Population Biology* (1966)». *Quart. Rev. of Biol.*, 68: 533-546.

Owen-Smith, N. (1977): «On territoriality in ungulates and an evolutionary model». *Rev. Biol.*, 52: 1-38.

Owen-Smith, N., y Novellie, P. (1982): «What should a clever ungulate eat?». *American Naturalist*, 119: 151-178.

Oyama, S. (1982): «A Reformulation of the Concept of Maduration». En: P. P. G. Bateson y P. H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 5, *Ontogeny* (pp. 101-131). New York, Plenum.

Oyama, S. (1985): *The Ontogeny of Information. Developmental Systems and Evolution*. Cambridge, Cambridge University Press.

Oyama, S. (1993): «Constraints and Development». *Netherlands Journal of Zoology*, 43: 6-16.

O'Donald, P. (1962): «The theory of sexual selection». *Heredity*, 17: 541-552.

O'Donald, P. (1967): «A general model of sexual and natural selection». *Heredity*, 22: 499-518.

Pacheco, M. E.; Brown, R. D., y Bingham, R. L. (1983): «Nutritive value and intake of kleberg bluestem by beef cattle». *Journal of Range Management*, 36: 222-224.

Parker, G. A. (1970): «The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in Scatophaga stercoraria L. (Diptera: Scatophagidae): II. The fertilization rate and the spatial and temporal relationships of each sex around the site of mating and oviposition». *J. Anim. Ecol.*, 39: 205-28.

Parker, G. A. (1974): «Assessment strategy and the evolution of animal conflicts». *J. Theor. Biol.*, 47: 223-43.

Parker, G. A. (1979): «Sexual selection and sexual conflict». En: *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects* (ed. M. S. Blum y N. A. Blum.), pp. 123-166. Academic Press, New York.

Parker, G. A.; Baker, R. R., y Smith, V. G. F. (1972): «The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon». *Journal of Theoretical Biology*, 36: 529-553.

Parker, G. A., y Maynard Smith. J. (1990): «Optimality Theory in Evolutionary Biology». *Nature*, 348: 27-33.

Parker, S. T., y Gibson, K. R. (Ed.) (1990): *«Language»and intelligence in monkeys and apes: comparative developmental perspectives*. Cambridge, Mass., Cambridge University Press.

Parrot, R. F.; Houpt, K. A., y Misson, B. H. (1987): «Modification of the responses of sheep to isolation stress by the use of mirror panels». *Applied Animal Behaviour Science*, 19: 331-338.

Partridge, L. (1989): «An experimentalist's approach to the role of cost of reproduction in the evolution of life histories». En: *Toward a more exact ecology* (P. J. Grubb y J. B. Whittaker, Eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Partridge, L., y Harvey, P. H. (1985): «Costs of reproduction». *Nature*, 316: 20.

Partridge, L., y Harvey, P. H. (1988): «The ecological context of life history evolution». *Science*, 241: 1449-1455.

Paton, D. y Caryl, P. G. (1986): «Communication by agonistic displays: 1. variation in information content between samples». *Behaviour*, 98: 213-239.

Peiponen, V. A. (1960): «Verhaltensstudien am Blaukehlchen». *Ornis Fenn.*, 37: 69-83.

Perrigo, G. (1987): «Breeding and feeding strategies in deer mice and house mice when females are challenged to work for their food». *Anim. Behav.*, 35: 1298-1316.

Perrins, C. M. (1965): «Population fluctuations and cluth size in the Great tit, *Parus major*». *Journal of Animal Ecology*, 34: 601-647.

Personius, T. L.; Wambolt, C. L.; Stephens, J. R., y Kelsey, R. G. (1987): «Crude terpenoid influence on mule deer preference for sagebrush». *Journal of Range Management*, 40: 84-88.

Peters, R. H. (1983): *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.

Petrie, M. (1983): «Female moorhens compete for small fat males». *Science*, 220: 413-415.

Petrie, M., y Williams, A. (1993): «Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains». *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 251: 127-131.

Pfister, J. A., y Malechek, J. C. (1986): «Dietary selection by goats and sheep in a deciduous woodland of northeastern Brazil». *Journal of Range Management*, 39: 24-28.

Pfister, J. A.; Manners, G. R.; Ralphs, M. H.; Xiao Hong, Z. y Lane, M. A. (1988): «Effects of phenology, site, and rumen fill on tall larkspur consumption by cattle». *Journal of Range Management*, 41: 509-514.

Piaget, J. (1936): *La naissance de l'intelligence chez l'enfant. Neuchatel, Delachaux et Niestlée* [Trad. cast.: *El nacimiento de la inteligencia en el niño*. Barcelona, Crítica].

Pianka, E. R. (1976): «Natural selection of optimal reproduction tactics». *Am. Zool.*, 16: 775-784.

Pierce y Ollason (1987): «Eight reasons why optimality is a complete waste of time». *Oikos*, 49: 111-118.

Pietsch, T. W., y Grobecker, D. B. (1978): «The compleat angler: aggressive mimicry in an antennariid anglerfish». *Science*, 201: 369-370.

Pinchak, W. E.; Canon, S. K.; Heitschmidt, R. K., y Dowher, S. L. (1990): «Effect of long-term, year-long grazing at moderate and heavy rates of stocking on diet selection and forage intake dynamics». *Journal of Range Management*, 43: 304-309.

Piper, W. H, y Wiley, R. H. (1989): «Correlates of dominance in wintering white-throated sparrows: age, sex and location». *Anim. Behav.*, 37: 298-310.

Piper, W. H, y Wiley, R. H. (1990): «The relationship between social dominance, subcutaneous fat, and annual survival in wintering white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*)». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 26: 201-208.

Piper, W. H. (1990): «Site tenacity and dominance in wintering white-throated sparrows *Zonotrichia albicollis* (*Passeriformes: Emberizidae*)». *Ethology*, 85: 114-122.

Plomin, R., DeFries, J. C. y McClearn, G. E. (1980): *Behavior Genetics, A Primer*. San Francisco, Freeman.

Plotkin, H. C. (Ed.) (1982): *Learning, Development, and Culture, Essays in Evolutionary Epistemology*. New York, Wiley.

Plotkin, H. C. (Ed.) (1988a): *The Role of Behavior in Evolution*. Cambridge, Massachusetts, The MIT Press.

Plotkin, H. C. (1988b): «Behavior and Evolution». En: H. C. Plotkin (Ed.), *The Role of Behavior in Evolution* (pp. 1-17). Cambridge, Massachusetts, The MIT Press.

Plotkin, H. C. (1988c): «Learning and Evolution». En: H. C. Plotkin (Ed.), *The Role of Behavior in Evolution* (pp. 133-164). Cambridge, Massachusetts, The MIT Press.

Pollard, J. W. (1984): «Is Weisman's Barrier Absolute?». En: M.-W. Ho y P. T. Saunders (Eds.), *Beyond Neo-Darwinism, An Introduction to the New Evolutionary Paradigm* (pp. 291-314). London, Academic Press.

Pomiankowski, A. (1987a): «The handicap principle does work – sometimes». *Proc. Roy. Soc. B*, 127: 123-145.

Pomiankowski, A. (1987b): «The costs of choice in sexual selection». *J. Theor. Biol.*, 128: 195-218.

Pomiankowski, A. (1988): «The evolution of female mate preferences for male genetic quality». En: *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* (ed. P. H. Harvey y L. Partridge), vol. 5, pp. 136-184.

Pomiankowski, A.; Iwasa, Y., y Nee, S. (1991): «The evolution of costly mate preferences. I. Fisher and biased mutation». *Evolution*, 45: 1422-1430.

Popp, J. W. (1987): «Allofeeding in American Goldfinches (*Carduelis tristis*)». *Wilson Bull.*, 99: 293-294.

Pough, F. H., Heiser, J. B. y McFarland, W. N. (1990): *Vertebrate Life*. New York, Macmillan.

Pöysä, H. (1988): «Feeding consequences of the dominance status in Great Tit *Parus major* groups». *Ornis Fennica*, 65: 69-75.

Pratt, R. M.; Putman, R. J.; Ekins, J. R., y Edwards, P. J. (1986): «Use of habitat by free-ranging cattle and ponies in the new forest, Southern England». *Journal of Applied Ecology*, 23: 539-557.

Prescott, D. R. C, y Middleton, A. L. A. (1990): «Age and sex differences in winter distribution of American Goldfinches in eastern North America». *Ornis Scand.*, 21: 99-104.

Price, E. O. (1984): «Behavioral aspects of animal domestication». *Quarterly Review of Biology*, 59: 1-32.

Price, E. O., y Thos, J. (1980): «Behavioral responses to short-term social isolation in sheep and goats». *Applied Animal Behaviour Science*, 6: 331-339.

Promislow, D. E. L., y Harvey, P. H. (1990): «Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals». *J. Zool., Lond.*, 220: 417-437.

Provenza, F. D., y Balph, D. E. (1987): «Diet learning by domestic ruminants: theory, evidence and practical implications». *Applied Animal Behaviour Science*, 18: 211-232.

Provenza, F. D., y Malechek, J. C. (1984): «Diet selection by domestic goats in relation to blackbrush twig chemistry». *Journal of Applied Ecology*, 21: 831-841.

Pruett-Jones, S. G. (1992): «Independent versus non-independent mate choice: do females copy each others?». *Amer. Nat.*, 140: 1000-1009.

Pugesek, B. H. (1981): «Increased reproductive effort with age in the California gull (*Larus californicus*)». *Science*, 212: 822-823.

Pulliam, H. R. (1975): «Diet optimization with nutrient constraints». *American Naturalist*, 109: 765-768.

Pulliam, H. R, y Caraco, T. (1984): «Living in groups: is there an optimal group size?». En: *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (J. R. Krebs y N. B. Davies, Eds.), Blackwell Scient. Pubis., Oxford.

Purcell, J. E. (1980): «Influence of siphonophore behaviour upon their natural diets: evidence for aggressive mimicry». *Science*, 209: 1045-1047.

Racine, N. R, y Thompson, N. S. (1983): «Social organization of wintering Blue Jays». *Behaviour*, 87: 237-255.

Ralphs, M. R. (1987): «Cattle grazing white locoweed: Influence of grazing pressure and palatability associated with phenological growth stage». *Journal of Range Management*, 40: 330-332.

Ralphs, M. H.; Mickelsen, L. V., y Turner, D. L. (1987): «Cattle grazing over white locoweed: Diet selection patterns of native and introduced cattle». *Journal of Range Management*, 40: 333-335.

Rapport, D. (1980): «Optimal foraging for complementary resources». *American Naturalist*, 116: 324-346.

Rasmuss. En: K. L. R. y Suomi, S. J. (1989): «Heart Rate and Endocrine Responses to Stress in Adolescent Male Rhesus Monkeys on Cayo Santiago». *PRHSJ*, 8: 65-71.

Razmi, K. (1978): *Feeding behavior of sheep with respect to food-related cues in the environment*. Ph. D dissertation, Utah State University, Logan.

Read, A. F. (1987): «Comparative evidence supports the Hamilton and Zuk hypothesis on parasites and sexual selection». *Nature*, 328: 68-70.

Read, A. E, y Harvey, P. H. (1989): «Life history differences among the eutherian radiations». *J. Zool., Lond.*, 219: 329-353.

Redondo, T. (1994): «Exploitation of host mechanisms for parental care by avian brood parasites». *Etología* (en prensa).

Redondo, T., y Arias de Reyna, L. (1988a): «Vocal mimicry of hosts by Great Spotted Cuckoo *Clamator glandarius*: further evidence». *Ibis*, 130: 540-544.

Redondo, T., y Arias de Reyna, L. (1988b): «Locatability of begging calls in nestling altricial birds». *Anim. Behav.*, 36: 653-661.

Redondo, T., y Castro, E. (1992a): «Signalling ofnutritional need by magpie nestlings». *Ethology*, 92: 193-204.

Redondo, T., y Castro, F. (1992b): «The increase in risk of predation with begging activity in broods of magpies (*Pica pica*)». *Ibis*, 134: 180-187.

Redondo, T.; Gomendio, M., y Medina, R. (1993): «Sex-biased parent-offspring conflict». *Behaviour* (en prensa).

Redondo, T., Hidalgo de Trucios, S. J., y Medina, R. (1989): «Nest placement by Azure-winged magpies (*Cyanopica cyana*)». *Etología*, 1: 19-31.

Rees, V. H., y Hutson, G. D. (1983): «The behaviour of free-ranging cattle on an alpine range in Australia». *Journal of Range Management*, 36: 740-743.

Reiss, M. J. (1989): *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge University Press, Cambridge.

Rennison, B. D., y Hadler, M. R. (1975): «Field trial of difenacoum against warfarin-resistant infestations of *Rattus norvegicus*». *Journal of Hygiene*, 74: 449-455.

Reznick, D. A. (1992): «Measuring the costs of reproduction». *Trends Ecol. Evol.*, 7: 42-45.

Reznick, D. A.; Bryga, H., y Endler, J. A. (1990): «Experimentally induced life-history evolution in a natural population». *Nature*, 346: 357-359.

Ridley, M. (1990): *Animal Behaviour, a Concise Introduction*. Oxford, Blackwell.

Riley, J. G. (1978): *Evolutionary Equilibrium Strategies*. Dept. of Economics, University of California, Los Angeles, Working Paper No. 109.

Ristau, C. A. (Ed.) (1991): *Cognitive ethology: the minds of other animals*. Hillsdale, N. J. Lawrence Erlbaum Associates.

Ritchison, G. (1985): «Plumage variability and social status in captive male house sparrows». *Kentucky Warbler*, 61: 39-42.

Roath, L. R., y Krueger, W. C. (1982): «Cattle grazing and behavior on a forested range». *Journal of Range Management*, 35: 322-338.

Robert, S., y Dallaire, A. (1986): «An exploratory study of behavioural differences between young pigs susceptible and non-susceptible to stress syndrome». *Applied Animal Behaviour Science*, 16: 335-343.

Robert, S.; Dancosse, J., y Dallaire, A. (1987): «Some observations on the role of environment and genetics in behaviour of wild and domestic forros of Sus scrofa (European wild boars and domestic pigs)». *Applied Animal Behaviour Science*, 17: 253-262.

Rohde, K. A., y Gonyou, H. W. (1987): «Strategies of teat-seeking behavior in neonatal pigs». *Applied Animal Behaviour Science*, 19: 57-72.

Rohwer, S. (1977): «Status signalling in Harris sparrows: some experiments in deception». *Behaviour*, 61: 107-129.

Rohwer, S. (1982): «The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability». *Amer. Zool.*, 22: 531-546.

Rohwer, S., y Rohwer, F. C. (1978): «Status signalling in Harris sparrows: experimental deceptions achieved». *Anim. Behav.*, 26: 1012-1022.

Rohwer, S, y Ewald, P. W. (1981): «The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signaling system». *Evolution*, 35: 441-454.

Roper, T. J. (1983): «Learning as a Biological Phenomenon». En: T. R. Halliday y P. J. B. Slater (Eds.), *Animal Behaviour*, vol. 3, *Genes, Development and Learning* (pp. 178-212). Oxford, Blackwell.

Rothenbuhler, W. (1964): «Behavior genetics of nest cleaning in honey bees: Responses od F1 and back cross generations to disease-killed brood». *American Zoologist*, 4: 111-123.

Rothstein, S. I. (1975a): «Evolutionary rates and host defences against avian brood parasitism». *Am. Nat.*, 109: 161-176.

Rothstein, S. I. (1975b): «An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism». *Condor*, 77: 250-271.

Rothstein, S. I. (1982): «Mechanisms of avian egg recognition: which egg parameters elicit reponses by rejector species?». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11: 229-239.

Rozin, P., y Kalat, J. W. (1971): «Specific hungers and poison avoidance as adaptive specializations of learning». *Psychological Review*, 78: 459-486.

Ruckenbush, Y. (1975): «Sleep as an index of an animal's adaptation to its environment». *Applied Animal Behaviour Science*, 1: 207.

Rushen, J. (1986): «Aversion of sheep for handling treatments: paired-choice studies». *Applied Animal Behaviour Science*, 16: 363-370.

Russell, W. M. 5., y Burch, R. L. (1959): *The Principies of Humane Experimental Technique*. Hethuen, London.

Ryan, M. J. (1983a): «Sexual selection and communication in a Neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*». *Evolution*, 37: 261-272.

Ryan, M. J. (1983b): «Frequency modulated calls and species recognition in a Neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*». *J. Comp. Physiol.*, 150: 217-221.

Ryan, M. J.; Tuttle, M. D., y Taft, L. K. (1981): «The costs and benefits of frog chorusing behaviour». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 8: 273-278.

Sabater Pi, J. (1978): *El chimpancé y los orígenes de la cultura*. Barcelona, Anthropos.

Saitou, T. (1982): «Compound flock as an aggregation of the flocks of constant composition in the Great tit, *Parus major*». *J. Yamashina Inst. Ornithol.*, 14: 293-305.

Sanford, J.; Ewbank, R. R.; Malony, V.; Tavernor, W. D., y Uvarov, O. (1989): *Guidelines for the Recognition and Assessment of Pain in Animals*. Potters Bar, Hertfordshire, Universities Federation for Animal Welfare.

Sapolsky, R. M. (1990): «Por qué nos sentimos mal cuando estamos enfermos». *Algo 2000*, 12: 74-78.

Scermely, D.; Mainardi, D., y Spanos, F. (1983): «Escape reaction of captive young red-legged partridges (*Alectoris rufa*) reared with or without visual contact with man». *Applied Animal Behaviour Science*, 11: 177-182.

Scifres, C. J.; Scifres, J. R., y Kothmann, M. M. (1983): «Differential grazing use of herbicide-treated areas by cattle». *Journal of Range Management*, 36: 65-67.

Schaefer, A. L.; Sather, A. P.; Tong, A. K. W., y Lepage, P. (1989): «Behaviour in pigs from three genotypes segregating at the alothane locus». *Applied Animal Behaviour Science*, 23: 15-25.

Schaik, C. P. van (1983): «Why are diurnal primates living in groups?». *Behaviour*, 87: 120-144.

Schaller, G. B. (1972): *The serengeti lion: a study of predator-preyrelations*. Chicago, University of Chicago Press.

Schein, M. W. (1975): *Social hierarchy and dominance*. Dowden, Hutchinson y Ross, Inc., Pennsylvania.

Schmidt, U., y Greenhall, A. M. (1971): «Untersuchungen zur geruchlichen Orientierung der Vampirfledermáuse (*Desmodus rotundus*)». *Z. verg. Physiol.*, 74: 217-226.

Seger, J. (1991): «Cooperation and conflict in social insects». En: *Behavioural Ecology: an evolutionary approach* (3rd ed). J. R. Krebs y N. B. Davies (Eds.), pp. 338-373. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Segerstrale, U. (1990): «The Sociobiology of conflict and the conflict about sociobiology: Science and morals in the larger debate». En: *Sociobiology and conflict. Evolutionary perspectives on competition, cooperation, violence and warfare*. J. van der Dennen y V. Falger (Eds.). Chapman and Hall, Nueva York, pp. 273-284.

Seitz, A. (1940): «Die Paarbildung bei einigen Cichliden. I. Die Paarbildung bei Astatotilapia strigigena (Pfeffer)». *Z. f. Tierpsychol.*, 4: 40-84.

Seligman, M. E. P. (1970): «On the Generality of the Laws of Learning». *Psychological Review*, 77: 406-418.

Selye, H. (1960): «The concept of stress in experimental physiology». En *Stress and Psychitric Disorders*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Senar, J. C. (1984): «Allofeeding in Eurasian Siskins». *Condor*, 86: 213-214.

Senar, J. C. (1985): «Interactional rules in captive siskins». *Misc. Zool.*, 9: 347-360.

Senar, J. C. (1989): *Organización social de los fringílidos carduelinos durante el período hibernal: una comparación entre especies nómadas y residentes*. Tesis Doctoral, Univ. Barcelona.

Senar, J. C. (1990): «Agonistic communication in social species: what is communicated?». *Behaviour*, 112: 270-283.

Senar, J. C.; Camerino, M., y Metcalfe, N. B. (1989): «Agonistic interactions in siskin flocks: why are dominants sometimes subordinate?». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25: 141-145.

Senar, J. C.; Camerino, M., y Metcalfe, N. B. (1990a): «Familiarity breeds tolerance: the development of social stability in flocking siskins (*Carduelis spinus*)». *Ethology*, 85: 13-24.

Senar, J. C.; Camerino, M.; Copete, J. L., y Metcalfe, N. B. (1993): «Variation in the black bib of the Eurasian Siskin (*Carduelis spinus*) and its role as a reliable badge of dominance». *Auk*, 110: 924-927.

Senar, J. C.; Copete, J. L., y Metcalfe, N. B. (1990b): «Dominance relationships between resident and transient wintering siskins». *Ornis Scand.*, 21: 129-132.

Senft, R. L. (1987): «Domestic herbivore foraging tactics and landscape patterns». En: *Proceedings of the Symposium on Plant-Herbivore Interactions* (F. D. Provenza, J. T. Flinders y E. D. McArthur, eds.), USDA Forest Service General Technical Report INT-222, pp. 137-147.

Senft, R. L.; Rittenhouse, L. R., y Woodmansee, R. G. (1985a): «Factors influencing patterns of cattle grazing behavior on shortgrass steppe». *Journal of Range Management*, 38: 82-87.

Senft, R. L.; Rittenhouse, L. R., y Woodmansee, R. G. (1985b): «Factors influencing selection of resting sites by cattle on shortgrass steppe». *Journal of Range Management*, 38: 295-299.

Senft, R. L.; Rittenhouse, L. R., y Woodmansee, R. G. (1983): «The use of regression models to predict spatial patterns of cattle behavior». *Journal of Range Management*, 36: 553-557.

Sexton, D. J. (1986): «The theory and psychology of military deception». En: *Deception. Perspectives on human and nonhuman deceit* (R. W. Mitchell y N. S. Thompson, eds.), pp. 349-356. State University of N. Y. Press, Albany, N. Y.

Shallice, T. (1978): «The dominant action system: an information-processing approach to conciousness». En: *The Stream of conciousness: Scientific Investigations into the Flow of Human Experience* (Ed. por K. S. Pope y J. L. Singer). Plenum Press, New York.

Sharman, D. E, y Stephens, D. B. (1974): «The effect of apomorfphine on the behaviour of farm animal». *J. Physiol.*, 242: 259.

Sharman, R., y Krishnamurthy, K. V. (1984): «Behavior of a neonate elephant (*Elephas maximus*)». *Applied Animal Behaviour Science*, 13: 157.

Shaw, R. B., y Dodd, J. D. (1979): «Cattle activities and preferentes following strip application of herbicide». *Journal of Range Management*, 32: 449-452.

Sherman, P. W., Jarvis, J. U. M., y Alexander, R. D. (Eds.) (1991): *The Biology of Naked Mole-Rat*. Princeton University Press. Princeton, N. J.

Shettleworth, S. J. (1972): «Constraints on Learning». *Advances in the Study of Animal Behavior*, 4: 1-68.

Shewmaker, G. E.; Mayland, H. E; Rosenau, R. C., y Asay, K. H. (1989): «Silicon in C-3 grasses: Effects on forage quality and sheep preference». *Journal of Range Management*, 42: 122-127.

Shine, R. (1980): «"Costs" of reproduction in reptiles». *Oecologia*, 46: 92-100.

Signoret, J. P.; Fulkerson, W. J., y Lindsay, D. R. (1982): «Effectiveness of testosterone-treated wethers and ewes as teasers». *Applied Animal Behaviour Science*, 9: 37-45.

Silk, J. B. (1983): «Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive abilities». *Am. Nat.*, 121: 56-66.

Simmons, R. (1988): «Honest advertising, sexual selection, courtship displays, and body condition of polygynous male harriers». *Auk*, 105: 303-307.

Simpson, C. D., y Gray, G. G. (1983): «Topographic and habitat use by sympatric barbary sheep and mule deer in Palo Duro Canyon, Texas». *Journal of Range Management*, 36: 190-194.

Simpson, M. J. A., y Simpson, A. E. (1982): «Birth sex ratios and social rank in rhesus monkey mothers». *Nature*, 300: 440-441.

Sinclair, A. R. E. (1977): *The African Buffalo. A study of resource limitation of populations*. University of Chicago Press, Chicago.

Sinervo, B. (1990): «The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance». *Evolution*, 44: 279-294.

Skiff, H. E.; Houpt, K. A., y Sweeney, K. (1988): «The effect of enclosure size on social interactions and daily activity patterns of the captive asiatic wild horse (*Eqqus przewalskii*)». *Applied Animal Behaviour Science*, 21: 147-168.

Skolvin, J. M.; Edgerton, P. J., y McConnell, B. R. (1983): «Elk use of winter range as affected by cattle grazing, fertilizing and burning in Southeastern Washington». *Journal of Range Management*, 36: 184-189.

Slagsvold, T. (1986): «Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the pied flycatcher». *J. Anim. Ecol.*, 55: 1115-1134.

Slater, P. J. B. (1983): «The Development of Individual Behavior». En: T. R. Halliday y P. J. B. Slater (Eds.), *Animal Behaviour*, vol. 3, *Genes, Development and Learning* (pp. 82-113). Oxford, Blackwell.

Slater, P. J. B. (1985): *An introduction to Ethology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Slatkin, M. (1979): «The evolutionary response to frequency- and density-dependent interactions». *Am. Nat.*, 114: 384-98.

Slee, J., y Springbett (1986): «Early post-natal behaviour in lambs of ten breeds». *Applied Animal Behaviour Science*, 15: 229-240.

Slobodchikiff, C. N. (Ed.) (1988): *The ecology of social behavior*. Academic Press, San Diego.

Smith, H. G, y Nilsson, J. A. (1987): «Intraspecific variation in migratory pattern of a partial migrant, the Blue Tit (*Parus caeruleus*): an evaluation of various hypotheses». *Auk*, 104: 109-115.

Smith, M. A.; Malechek, J. C., y Fulgham, K. O. (1979): «Forage selection by mule deer on winter range grazed by sheep in spring». *Journal of Range Management*, 32: 40-45.

Smith, P. K. (1982): «Does Play Matter? Functional and Evolutionary Aspects of Animal and Human Play». *Behavioral and Brain Sciences*, 5: 139-184.

Smith, P. K. (Ed.) (1984): *Play in Animals and Humans*. Oxford, Blackwell.

Smotherman, W. P. y Robinson, S. R. (1988): «The Uterus as Environment, The Ecology of Fetal Behavior». En: E. M. Blass (Ed.), *Handbook of Behavioral Neurobiology*, vol. 9, *Developmental Psychobiology and Behavioral Ecology* (pp. 149-196). New York, Plenum Press.

Smuts, B. B.; Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M.; Wrangham, R. W., y Struhsaker, T. T. (Eds.) (1987): *Primate Societies*. The University of Chicago Press, Chicago.

Spanier, E. (1980): «The use of distress calls to repel night herons (*Nycticorax nycticorax*) from fish ponds». *Journal of Applied Ecology*, 17: 287-294.

Squires, V. R. (1974): «Gazing distribution and activity patterns of Merino sheep on a saltbush community in south-east Australia». *Applied Animal Behaviour Science*, 1: 17-30.

Staddon, J. E. R. (1975): «A note on the evolutionary significance of "supernormal" stimuli». *Am. Nat.*, 109: 541-545.

Stamps, J.; Clark, A.; Arrowood, P., y Kus, B. (1985): «Parent-offpring conflict in budgerigars». *Behaviour*, 94: 1-39.

Stamps, J.; Clark, A.; Kus, B., y Arrowood, P. (1987): «The effects of parent and offspring gender on food allocation in budgerigars». *Behaviour*, 101: 177-199.

Stearns, S. C. (1976): «Life-history tactics: A review of the ideas». *Q. Rev. Biol.*, 51: 3-48.

Stearns, J. C., y Schmid-Hempel (1987): «Evolutionary insights should not be wasted». *Oikos*, 49: 118-125.

Steele, E. J.; Gorczynski, R. M., y Pollard, J. W. (1984): «The Somatic Selection of Acquired Characters». En: J. W. Pollard (Ed.), *Evolutionary Theory, Paths into the Future* (pp. 217-237). New York, Wiley.

Stenseth, N. (1981): «Optimal food selection: some further considerations with special reference to the grazer-hunter distinction». *American Naturalist*, 117: 456-475.

Stephens, D. B., y Rader, R. D. (1982): «The effects of simulated transport and handling on heart rate, blood pressure and renal arterial blood flow in the pig». *Applied Animal Behaviour Science*, 9: 199-200.

Stephens, D. B., y Toner, J. N. (1974/5): «Husbandry influences on some physiological parameters of emotional responses in calves». *Applied Animal Behavioural Science*, 1: 233-243.

Stephens, D. W., y Krebs, J. R. (1986): «Foraging theory». *Monographs in behavior and Ecology*. Princeton University Press, Princeton.

Steuter, A. A., y Wright, H. A. (1980): «White-tailed deer densities and brush cover on the Rio Grande plain 1980». *Journal of Range Management*, 33: 328-331.

Stevenson, J. (1967): «Reinforcing effects of choffinch song». *Animal Behaviour*, 15: 427-434.

Stewart, K. J. (1987): «Inheritance of dominance rank». *Trends Ecol. Evol.*, 2: 88-89.

Stoddart, D. M. (1980): *The ecology of vertebrate olfaction*. Chapman y Hall, London.

Suomi, S. J. (1991): «Early Stress and Adult Emotional reactivity in Rhesus Monkeys». En: *The Childhood Environment and Adult Disease* (pp. 171-188). Chichester, Wiley.

Sutherland, S. (1989): *Dictionary of psychology*. Londres, MacMillan.

Syme, G. J., y Syme, L. A. (1979): *Social estructure in farm animals*. Amsterdam, Elsevier Scientific Publishing Company.

Syme, L. A., y Elphick, G. R. (1982): «Heart-rate and the behaviour of sheep in yards». *Applied Animal Behaviour Science*, 9: 31-35.

Syren, R. M., y P. Luykx (1977): «Permanent segmental interchange complex in the termite Incisitermes schwarzi». *Nature*, 266: 167-168.

Tanner, G. W.; Sandoval, L. D., y Martin, F. G. (1984): «Cattle behavior on a South Florida Range». *Journal of Range Management*, 37: 248-251.

Taylor, Ca.; Kothmann, M. M.; Merrill, L. B., y Elledge, D. (1980): «Diet selection by cattle under high-intensity low-frequency, short duration, and merrill grazing systems». *Journal of Range Management*, 33: 428-434.

Taylor, P. D. y Jonker, L. B. (1978): «Evolutionarily stable strategies and game dynamics». *Math. Biosc.*, 40: 145-56.

Temin, H. M., y Engels, W. (1984): «Movable Genetic Elements and Evolution». En: J. W. Pollard (Ed.), *Evolutionary Theory, Paths into the Future* (pp. 173-201). New York, Wiley.

Tennessen, T. (1989): «Coping with confinement - features of the environment that influence animal's ability to adapt». *Applied Animal Behaviour Science*, 22:139-149.

Thompson, T. I. (1964): «Visual reinforcement in fighting cocks». *J. Exp. Anal. Behav.*, 7: 45-49.

Thompson, W. L. (1960): «Agonistic behavior in the House finch. Part II: Factors in aggressiveness and sociality». *Condor*, 62: 378-402.

Thorhallsdottir, A. G.; Provenza, F. D., y Balph, D. F. (1987): «Food aversion learning in lambs with or without a mother: discrimination, novelty and persistence». *Applied Animal Behaviour Science*, 18: 324-340.

Thornhill, R. (1976a): «Sexual selection and nuptial feeding behavior in *Bittacus apicalis* (*Insecta: Mecoptera*)». *American Naturalist*, 110: 529-548.

Thornhill, R. (1976b): «Sexual selection and paternal investment in insects». *American Naturalist*, 110: 153-163.

Thorpe, W. H. (1963): *Learning and Instinct in Animals*. London, Methuen.

Thorpe, W. H. (1965): «The assessment of pain and distress in animals». En: *Report of the Technical Committee to Enquire into the Welfare of Animals kept under intensive Liverstock Systems* (Chairman: F. W. R. Brambell), H. M. S. O., London.

Timberlake, W. (1990): «Natural Learning in Laboratory Paradigms». En: D. A. Dewsbury (Ed.), *Contemporary Issues in Contemporary Psychology* (pp. 31-54). Sunderland, Massachusetts, Sinauer Ass.

Tinbergen, N. (1948): «Social releasers and the experimental method required for their study». *Wilson Bull.*, 60: 6-52.

Tinbergen, N. (1951): *The study of instinct*. Oxford, Oxford University Press. [*El Estudio del Instinto*. México: Siglo XXI, 1969.]

Tinbergen, N. (1952): «Derived Activities: their causation. biological significance. origin and emancipation during evolution». *Quat. Rev. Biol.*, 27: 1-132.

Tinbergen, N. (1953.): *Social Behaviour in Animals*. Methuen, Londres.

Tinbergen, N. (1963a): «On aims and methods of ethology». *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20: 410-433.

Tinbergen, N. (1963b): «The shell menace». *Natural History*, 72: 28-35

Tinbergen, N. (1989): «Preface to the 1989 reprint». En *The study of instinct* (p. v). Oxford, Oxford University Press.

Tinbergen, N., y Kuenen, J. (1938): «Uber die auslbsenden und die richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drossel». *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 3: 37-60. [Trad. castellana: «Las situaciones estímulo desencadenadoras y directoras de la respuesta de abrir el pico en las crías del mirlo común y del zorzal común». En N. Tinbergen, *Estudios de Etología*, 2 (pp. 19-55). Madrid, Alianza Editorial, 1979.]

Toates, F. (1980): *Animal behaviour, a systems approach*. J. Wiley y Sons, Chichester.

Toates, F. (1983): «Models of motivation». En T. Halliday y P. Slater (Eds.), *Animal Behaviour: Causes and Effects* (pp. 168-196). Oxford, Blackwell Scientific.

Toates, F. (1986): *Motivational systems*. Cambridge, Cambridge University Press. [Trad. castellana: *Sistemas motivacionales*. Madrid, Debate, 1989.]

Tobach, E. (1981): «Evolutionary Aspects of the Activity of the Organism and its Development». En: R. M. Lerner y N. A. Busch-Rossnagel (Eds.), *Individuals as Producers of their Development, Conceptual and Empirical Bases* (pp. 37-68). London, Academic Press.

Townsend, D. S. (1986): «The costs of male parental care and its evolution in a neotropical frog». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19: 187-195.

Trillmich, E. (1990): «The behavioral ecology of maternal effort in fur seals and sea lions». *Behaviour*, 114: 3-20.

Trivers, R. L. (1971): «The evolution ofreciprocal altruism». *Q. Rev. Biol.*, 46: 35-57.

Trivers, R. L. (1972): «Parental investment and sexual selection». En *Sexual selection and the descent of man 1871-1971* (B. Campbell, Ed.), pp. 136-179. Aldine, Chicago.

Trivers, R. L. (1974): «Parent-offspring conflict». *Amer. Zool.*, 14: 249-264.

Trivers, R. L. (1985): *Social Evolution*. Benjamin Cummings, Menlo Park.

Trivers, R. L., y Hare, H. (1976): «Haplodiploidy and the evolution of social insects». *Science*, 191: 249-263.

Trivers, R. L., y Willard, D. E. (1973): «Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring». *Science*, 179: 90-92.

Truscot, D. R., y Currie, P. O. (1989): «Cattle preferences for a hybrid grass: chemical and morphological relationships». *Journal of Range Management*, 42: 22-24.

Tucker, R. D., y Garner, G. W. (1983): «Habitat selection and vegatational characteristics of antelope fawn bedsites in west Texas». *Journal of Range Management*, 36: 110-113.

Tucker, R. E.; Majak, W.; Parkinson, P. D., y McLean, A. (1986): «Palatability of douglas-fir foliage to mule deer in relation to chemical and spatial factors». *Journal of Range Management*, 29: 486-489.

Tuttle, M. D., y Ryan, M. J. (1980): «Bat predation and the evolution of frog vocalizations in the Neotropics». *Science*, 214: 677-678.

Uexküll, J. von (1921): *Umwelt und Innenwelt der Tiere*. Aufl, Berlin.

Ungar, E. D.; Noy-Meir, I. (1988): «Herbage intake in relation to availability and sward structure: grazing processes and optimal foraging». *Journal of Applied Ecology*, 25: 1045-1062.

Van Rooijen, J. (1983): «Operant preference tests with pigs». *Appl. Anim. Ethol.*, 9: 87-88.

Van Valen, L. (1973): «A new evolutionary law». *Evolutionary Theory*, 1: 1-30.

Vehrencamp, S. L.; Bradbury, J. W., y Gibson, R. M. (1989): «The energetic cost of display in male sage grouse». *Anim. Behav.*, 38: 885-896.

Vehrencamp, S. L., y Bradbury, J. W. (1984): «Mating systems and ecology». En *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (J. R. Krebs y N. B. Davies, Eds), pp. 251-278. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Velssier, I.; Le Niedre, P., y Trillat, G. (1988): «The use of circadian behaviour to measure adaptation of calves to changes in their environment». *Applied Animal Behaviour Science*, 22: 1-12.

Vidal, J. M. (1980): «The relations between filial and sexual imprinting in the domestic fowl: Effects of age and social experience». *Animal Behaviour*, 28: 880-891.

Vincent, A.; Ahnesjo, I.; Berglund, A., y Rosenquist, G. (1992): «Pipefishes and seahorses: Are they all sex-role reversed?». *Trends Ecol. Evol.*, 7: 237-241.

Visalberghi, E. (1990): «Tool use in Cebus». *Folia Primatologica*, 54: 146-154.

Von Newman, J. y Morgenstern, O. (1953): *Theory of Games and Economic Behaviour*. Princeton. Princeton, University Press.

Waage, J. K. (1984): «Sperm competition and the evolution of Odonate mating systems». En: *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (ed. R. L. Smith), pp. 251-290. Acad. Press., London.

Waage, J. K. (1988): «Confusion over residency and the escalation of damselfly territorial disputes». *Anim. Behav.*, 36: 586-95.

Waal, F. de. (1986): «Deception in the natural communication of chimpanzees». En: *Deception. Perspectives on human and nonhuman deceit* (R. W. Mitchell y N. S. Thompson, eds.), pp. 221-244. State University of N. Y. Press, Albany, N. Y.

Waddington, C. H. (1975): *The Evolution of an Evolutionist*. Edinburgh, Edinburgh University Press.

Wade, M. J. (1987): «Measuring sexual selection». En: *Sexual Selection: Testing the Alternatives* (ed. J. W. Bradbury y M. A. Andersson). Wiley, Chichester.

Wade, M. J., y Pruett-Jones, S. G. (1990): «Female copying increases the variance in male mating success». *Proc. Nat. Acad. Sci.*, USA 87: 5749-5753.

Walker, S. (1987): *Animal Learning*. London, Routledge y Kegan Paul.

Ward, P. I. (1988): «Sexual dichromatism and parasitism in British and Irish freshwater fish». *Anim. Behav.*, 36: 1210-1215.

Ward, P. S. (1983): «Genetic relatedness and colony organisation in a species complex of pomerine ants. II. Patterns of sex ratio investment». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12: 301-307.

Warner, R. R. (1975): «The adaptive significance of sequential hermaphroditism in animals». *Amer. Nat.*, 109: 61-82.

Waser, P. M. (1988): «Resources, Philopatry, and social interactions among mammals». En: *The ecology of social behavior* (C. N. Slobodchikoff, Ed.), pp. 109-130. Academic Press, San Diego.

Waser, P. M., y Waser, M. S. (1977): «Experimental studies of primate vocalisation: specializations for long distance propagation». *Z. Tierpsychol.*, 43: 239-263.

Washburn, J. O.; Gross, M. E; Mercer, D. R., y Anderson, J. R. (1988): «Predator-induced trophic shift of a free-living ciliate: parasitism of mosquito larvae by their prey». *Science*, 240: 1193-1195.

Watson, J. B. (1924): *Psychology from the Standpoint of a Behaviorist*. Jippincott, Philadelphia.

Webster, A. B., y Hurnik, J. F. (1987): «Heritability of the peep vocalization in White Leghorntype chicks». *Applied Animal Behaviour Science*, 19: 157-168.

Welch, A. R., y Baxter, M. R. (1986): «Responses of newborn piglets to thermal and tactile propierties of their environment». *Applied Animal Behaviour Science*, 15: 203-215.

Welch, B. L., McArthur, E. D., y Davis, J. N. (1983): «Mule deer preference and monoterpenoids (essential oils)». *Journal of Range Management*, 36: 485-488.

Welch, D. (1984): «Studies in the grazing of heather moorland in North-East Scotland». *Journal of Applied Ecology*, 21: 179-195.

Wells, K. D. (1977): «The social behaviour of anuran amphibians». *Anim. Behav.*, 25: 666-693.

Werren, J. H. (1980): «Sex ratio adaptations to local mate competition in a parasitic wasp». *Science*, 208: 1157-1159.

Werren, J. H. (1983): «Sex ratio evolution under local mate competition in a parasitic wasp». *Evolution*, 37: 116-124.

Werth, L. F., y Flaherty, J. (1986): «A phenomenological approach to human deception». En: *Deception. Perspectives on human and nonhuman deceit* (R. W. Mitchell y N. S. Thompson, eds.), pp. 293-312. State University of N. Y. Press, Albany, N. Y.

West-Eberhard, M. J. (1979): «Sexual selection, social competition, and evolution». *Proc. Am. Phil. Soc.*, 123, 222-234.

West, M. J.; King, A. P., y Shine, R. (1981): «Validating the female bioassay of cowbird song: relating differences in song potency to mating success». *Anim. Behav.*, 29: 490-501.

Westman, B.: «Environmental effect on dominance in young Great tits *Parus major*: a cross-fostering experiment». *Ornis Scand.*, 21: 46-51.

Westoby, M. (1974): «An analysis of diet selection by large generalist herbivores». *American Naturalist*, 108: 290-304.

Whitfield, D. P. (1986): «Plumage variability and territory quality in breeding turnstone *Arenaria interpres*: status signalling or individual recognition?». *Anim. Behav.*, 34: 1471-1482.

Whitfield, D. P. (1987): «Plumage variability, status signalling and individual recognition in avian flocks». *Trends Ecol. Evol.*, 2: 13-18.

Whitman, C. O. (1898): «Animal Behavior». *Biol. Lect. Marine Biol. Lab.*, Wood's Hole, Mass.

Wickler, W. (1968): *Mimicry in plants and animals*. World University Library, London.

Wicklund, C. G, y Andersson, M. (1980): «Nest predation selects for colonial breeding among fieldfares *Turdus pilaris*». *Ibis*, 122: 363-366.

Wiepkema, P. R. (1961): «An Ethological Analysis of the Reproductive Behaviour of the Bitterling (Rhodeus amarus Bloch)». *Arch. Néerl. Zool.*, 14: 103-199.

Wiepkema, P. R. (1989): «Control and cognition: essential elements of coping». *Applied Animal Behavioural Science*, 24: 81.

Wiklund, C. G. (1990): «Offspring protection by merlin *Falco columbarius* females; the importance ofbrood size and expected offspring survival for defense of young». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 26: 217-223.

Wiley, R. H. (1983): «The evolution of communication: information and manipulation». En: *Animal behaviour*, vol. 3, *Communication* (T. R. Halliday y P. J. B. Slater, eds.), pp. 156-189. Blackwell, Oxford.

Wiley, R. H. (1990): «Prior-residence and coat-tail effects in dominance relationships of male dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*». *Anim. Behav.*, 40: 587-596.

Wiley, R. H., y Richards, D. G. (1978): «Physical constraints on acoustical communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3: 69-94.

Wilkinson, G. S. (1984): «Reciprocal food sharing in the vampire bat». *Nature*, 308: 181-184.

Wilkinson, R. (1982): «Group size and composition and the frequency of social interactions in Bullfinches *Pyrrhula pyrrhula*». *Ornis Scand.*, 13: 117-122.

Wilson, E. O. (1975): *Sociobiología: La nueva síntesis*. Omega, Barcelona.

Wilson, J. D. (1992a): «Correlates of agonistic display by great tits *Parus major*». *Behaviour*, 121: 168-214.

Wilson, J. D. (1992b): «A re-assessment of the significance of status signalling in wild populations of great tits (*Parus major*)». *Anim. Behav.*, 43: 999-1009.

Williams, G. C. (1966): «Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principie». *Am. Nat.*, 100: 687-690.

Williams, G. C. (1966): *Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought*. Princenton Univ. Press, Princenton.

Williams, G. C. (1975): *Sex and evolution*. Princeton University Press, Princeton, N. J.

Willis, G. L., y Mein, G. (1982): «Classical conditioning of milk ejection using a novel conditioned stimulus». *Applied Animal Behavioural Science*, 9: 231-237.

Willms, W.; Bailey, A. W., y McLean, A. (1980): «Effect of burning or clipping agropyron spicatum in the autumn on the spring foraging behavioour of mule deer and cattle». *Journal of Applied Ecology*, 17: 69-76.

Windt, W., y Curio, E. (1986): «Clutch defence in great tit (*Parus major*) pairs and the Concorde fallacy». *Ethology*, 72: 236-242.

Winkler, D. W. (1987): «A general model of parental care». *Am. Nat.*, 130: 526-543.

Withers, P. C. (1992): *Comparative Animal Physiology*. London, Saunders.

Wood-Gush, D. G. M. (1983): *Elements of Ethology. A Textbook for agricultural and veterinary students*. Chapman and Hall, London.

Woodward, S. L., y Ohmart, R. D. (1976): «Habitat use and fecal analysis of feral burros (*Eqqus asinus*), Chemehuevi Mountains, California, 1974». *Journal of Range Management*, 29: 482-485.

Woolfenden, G. E, y Fitzpatrick, J. W. (1984): *The Florida Scrub Jay: demography of a cooperative-breeding bird*. Princeton Univ. Press, Princeton.

Wootton, R. J. (1979): «Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes». *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44: 133-159.

Wright, J., y Cuthill, I. (1989): «Manipulation of sex differences in parental care». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25: 171-181.

Wright, S. (1977): *Evolution and the genetics of populations*, vol. 3, *Experimental results and evolutionary deductions*. Chicago: University of Chicago Press.

Wynne-Edwards, K. E. (1987): «Evidence for obligate monogamy in the Djungarian hamster, *Phodopus campbelli*: pup survival under different parenting conditions». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20: 427-437.

Wynne-Edwards, V. C. (1962): *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver and Boyd, Edimburgo.

Wynne-Edwards, V. C. (1986): *Evolution through Group Selection*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Yahr, P. (1988): «Sexual Differentiation of Behavior in the Context of Developmental Psychobiology». En: E. M. Blass (Ed.), *Handbook of Behavioral Neurobiology*, vol. 9, *Developmental Psychobiology and Behavioral Ecology* (pp. 197-244). New York, Plenum Press.

Yasukawa, K, y Bick, E. (1983): «Dominance hierarchies in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*): a test of gametheory model». *Anim. Behav.*, 31: 439-448.

Yoerg, S. I., y Kamil, A. C. (1991): «Integrating cognitive ethology with cognitive psychology». En C. A. Ristau (Eds.), *Cognitive Ethology: the minds of other animals* (pp. 271-289). Hillsdale, N. J. Lawrence Erlbaum Associates.

Zahavi, A. (1975): «Mate selection-a selection for a handicap». *J. theor. Biol.*, 53: 205-214.

Zahavi, A. (1977a): «Reliability in communication systems and the evolution of altruism». En: *Evolutionary ecology* (B. Stonehouse y C. M. Perrins, eds.), pp. 253-259. Macmillan, London.

Zahavi, A. (1977b): «The cost of honesty (further remarks on the handicap principie)». *J. Theor. Biol.*, 67: 603-605.

Zahavi, A. (1978): «Decorative patterns and the evolution of art». *New Scientist*, 19: 182-184.

Zahavi, A. (1979): «Ritualisation and the evolution ofmovement signals». *Behaviour*, 72: 77-81.

Zahavi, A. (1981): «Natural selection, sexual selection and the selection of signals». En: *Evolution today* (E. Scudder y J. L. Reveal, eds.), pp. 133-138. Proc. 2nd Int. Congr. Syst. Evol. Biol., Hunt Inst. Bot. Docum., Pittsbourgh, Penn.

Zahorik, D. M., y Houpt, K. A. (1977): «The concept of nutritional wisdom: applicability of laboratory learning modele to large herbivores». En: Barker, L. M.; Best, M., y Domjan, M., Eds., *Learning Mechanisms in Food Selection*. Texas: Baylor University Press, pp. 45-67.

Zahorik, D. M., y Houpt, K. A. (1981): «Species differences in feeding strategies, food hazards, and the ability to learn food aversions». En: Kamil, A. C., y Sargent, T. D., eds., *Foraging Behaviour*. New York, Garland, pp. 289-310.

Zeeman, E. C. (1979): *Population dynamics from game theory*. Proc. Int. Conf. Global Theory of Dynamical Systems. Northwestern, Evanston.

Zito, C. A.; Wilson, L. L., y Graves, H. B. (1977): «Some effects of social deprivation onbehavioral development of lambs». *Applied Animal Behaviour Science*, 3: 367-378.

Índice analítico

A

B

C

CH

D

E

F

G

H

I

J

K

L

LL

M

N

O

P

Q

R

S

T